

Etude multilocale d'un diallèle à quatre géniteurs d'élite sélectionnés au sein du réseau coton africain

V.- Effets génétiques

J. Lançon, E. Gozé, G. Gawrysiak, B. Hau, B. Bachelier,
J.-L. Chanselme, D. Dessauw, C. Klassou, E. N'Guessan, T.B. Nguyen, E. Ousmane

J. Lançon, G. Gawrysiak, E. N'Guessan : IDESSA, BP 604, Bouaké 01, Côte-d'Ivoire ;
B. Bachelier, C. Klassou : IRA Nord, BP 22, Maroua, Cameroun ;
J.-L. Chanselme, E. Ousmane : CIRAD-CA, BP 764, N'Djamena, Tchad ;
D. Dessauw : Ambassade de France, avenida España 676, Asunción, Paraguay ;
E. Gozé, B. Hau : CIRAD-CA, BP 5035, 34032, Montpellier Cedex 01, France ;
T.B. Nguyen : Kasetsart University, Pakchong District, Nakorn Ratchasima 30320, Thaïlande.

Résumé

Un diallèle incluant 4 parents et leurs 12 hybrides a été conduit simultanément au Cameroun, en Côte-d'Ivoire, au Tchad et au Togo, dans 4 stations de recherche faisant partie du réseau coton du CIRAD-CA (ex IRCT) en Afrique. On estime que les parents sont représentatifs d'une population de géniteurs d'élite à l'échelle de ce réseau, et qu'ils appartiennent à la gamme de variétés à fibre de longueur moyenne. En conséquence, l'analyse de variance des aptitudes à la combinaison est conduite selon la méthode III de Griffing. Elle suit un modèle à effets aléatoires, qui permet d'estimer les variances des effets génétiques simples ou en interaction avec le milieu. Vingt-huit caractéristiques sont étudiées : 7 concernent l'agronomie, 10 la fibre, 7 le fil et 4 la graine.

L'analyse des aptitudes à la combinaison montre qu'en général la variabilité des caractéristiques étudiées est significative. De plus, les effets génétiques simples, en particulier l'aptitude générale à la combinaison (AGC), sont prédominants sauf pour le rendement et ses composantes. L'aptitude spécifique à la combinaison est équivalente à l'AGC pour la longueur de la fibre et le poids de la graine. Les effets maternels peuvent être considérés comme négligeables.

Les corrélations entre valeur propre et aptitude générale en

croisement sont très souvent élevées pour les variables décrivant la qualité. Elles sont plus faibles pour les variables plus complexes comme le rendement. L'héritabilité de la taille, de la précocité de floraison, du nombre de capsules portées par les branches végétatives est assez élevée. C'est également le cas pour la plupart des caractéristiques de la fibre (uniformité, finesse, maturité et ténacité), pour la résistance du fil, pour le pourcentage de fibre et le poids de la graine.

L'estimation des variances génétiques justifie, dans de nombreux cas (précocité de floraison, production des branches fructifères, longueur, ténacité, allongement, colorimétrie et finesse de la fibre), l'évaluation du comportement d'un génotype parental dans une seule localité et l'extension des conclusions à d'autres localités. Cette procédure ne peut être appliquée dans le cas du poids capsulaire, du poids de la graine et de la teneur en huile.

Enfin, cet article montre l'intérêt du modèle d'analyse diallèle. Il tente de conclure, pour chacune des variables prises en compte, sur la variabilité génétique de la population échantillonnée et sur la façon de traiter les effets d'interaction génotype x milieu. Le sélectionneur pourra apprécier l'intérêt du dispositif diallèle et l'apport du dispositif multilocal.

MOTS-CLES : *Gossypium hirsutum*, effets génétiques, interactions génotypes x milieu, héritabilité, aptitude à la combinaison, effet maternel, modèle aléatoire, Cameroun, Côte-d'Ivoire, Tchad, Togo.

Introduction

Les efforts des équipes de sélectionneurs, travaillant au sein du dispositif africain de l'IRCT¹ depuis une cinquantaine d'années, ont été couronnés de nombreux succès. Chaque variété nouvelle marque une amélioration génétique sur la précédente (HAU, 1988 ; LANÇON *et al.*, 1990). Ces succès se sont construits en privilégiant le recours au matériel génétique d'origine africaine ; le matériel exogène, notamment américain, se révèle très souvent peu adapté et difficile à utiliser. En contrepartie, on peut aujourd'hui craindre une relative érosion du matériel génétique travaillé au sein du réseau constitué par ces stations de recherche.

Parallèlement, l'augmentation des échanges entre scientifiques opérant en Afrique de l'Ouest et du centre permet d'envisager une politique coordonnée de création variétale. Or, la mise en place d'un programme à vocation régionale

a besoin de résultats éclairant les effets d'interaction entre génotypes et milieux.

C'est donc, à la fois, pour approfondir la connaissance du matériel en sélection utilisé au sein de ce réseau et pour alimenter un débat sur la stratégie d'utilisation de ce matériel, qu'une expérience internationale a été réalisée en 1987 et en 1988.

Les équipes de sélectionneurs de l'IRA au Cameroun (Institut de recherche agronomique), de l'IDESSA en Côte-d'Ivoire (Institut des Savanes) et de l'IRCT au Tchad et au Togo, ont constitué et mis en place un diallèle 8x8 dans chacun des 4 pays participants. Grâce à 4 parents choisis en commun, les effets d'interaction entre génotypes et milieux ont pu être pris en compte, ce qui constitue l'originalité de ce dispositif expérimental.

Matériel et méthode

Le dispositif expérimental, les localités participantes, les variables étudiées et le matériel parental ont été décrits dans les précédentes parties de cet article (LANÇON *et al.*, 1992 et 1993). Nous en rappelons les points nécessaires à la lecture de la dernière partie de cet article.

Dispositif expérimental

Un diallèle 8x8 est implanté dans des centres d'expérimentation appartenant aux 4 pays participants (Maroua au Cameroun, Bouaké en Côte-d'Ivoire, Bébédjia au Tchad, Anié-Mono au Togo). Il inclut 4 parents communs, chaque pays ayant désigné un des parents, et 4 parents propres à chacun des pays.

De ces 4 diallèles 8x8, on extrait le sous-diallèle 4x4 entre les parents communs, répété dans les 4 lieux. Le matériel génétique à l'étude comprend donc les 4 parents, dont nous rappelons succinctement l'origine dans le ta-

bleau 1, et leurs 12 hybrides, soit un ensemble de 16 génotypes.

On estime :

- que les parents sont extraits d'une population de géniteurs d'élite, de longueur de soie moyenne ; ces parents sont à la disposition des sélectionneurs du réseau IRCT d'Afrique de l'Ouest et du centre ;
- que les stations sont représentatives de l'ensemble des stations de recherche de ce réseau.

Les contraintes de moyens ne permettent pas d'utiliser un plus grand nombre de géniteurs répétés dans chacun des quatre lieux concernés. En conséquence, les commentaires devront parfois être nuancés, sachant que, par leur petit nombre et leur qualité, les génotypes choisis constituent certainement un échantillonnage biaisé de l'ensemble de la population des lignées d'élite utilisées par le réseau IRCT.

TABEAU 1

Origine et généalogie des génotypes parentaux. *Origin and pedigree of the parental genotypes.*

Géniteur	Origine	Généalogie
IRMA 2364	Cameroun	(IRCO 5028 x Pan 3492) x U 563-19
U 195	Tchad	M 327-4 x (Y 1422 x BJA 592)
G 93-3	Côte-d'Ivoire	ISA 205 A x A 415-4
F 264-12	Togo	D 388-8

¹Nota : l'IRCT, l'IRAT et le programme oléagineux de l'IRHO ont fusionné le 1er juillet 1992 sous le nom de CIRAD-CA (département des cultures annuelles du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement).

Variables étudiées

L'analyse présentée porte seulement sur les variables prises en compte dans toutes les localités.

Variables agronomiques :

CBF, capsules récoltées sur les branches fructifères d'une plante ;
CBV, capsules récoltées sur les branches végétatives d'une plante ;
CTOT = CBF + CBV ;
DIF, temps moyen pour l'apparition en jours après la levée de la première fleur ;
HTOT (cm), hauteur d'une plante ;
PCG (g), production d'une plante en coton-graine ;
PMC (g), poids moyen capsulaire ;
RDT (g/m²), rendement moyen en coton-graine.

Variables technologiques de la fibre :

CPB, indice de jaune ;
CRD (%), réflectance ;
L25 (mm), longueur 2,5 % S.L. ;
L50 (mm), longueur 50 % S.L. ;
LUR (%), uniformité ;
MFM (%), pourcentage de fibres mûres ;
MHS (mtex), finesse standard ;
MIM, indice micronaire ;
SEI (%), allongement,
STI (g/tex), ténacité stélométrique.

Variables technologiques du fil :

DAL (%), allongement à la rupture ;
FIN, nombre de points fins sur 1000 m (Uster) ;
GRD, grade ;
GRO, nombre de points gros sur 1000 m (Uster) ;
NEP, nombre de neps sur 1000 m (Uster) ;
RKM (km), résistance kilométrique ;
UPC (%), régularité ;

Variables technologiques de la graine :

GHL (%), taux d'huile dans la graine délintée et déshydratée ;
GSI (g/100), poids de 100 graines non délintées ;
LID (g/100), indice de fibre ou poids de fibre porté par 100 graines ;
RFR (%), rendement en fibre à l'égrenage.

Méthodologie

Modèle d'analyse

Le modèle d'analyse choisi est un modèle à effets aléatoires, puisqu'on estime que les parents du sous-diallèle sont représentatifs d'une population «géniteurs d'élite d'Afrique francophone de l'Ouest et du centre».

Le modèle génétique utilisé pour analyser les résultats du diallèle interstations est celui présenté par GRIFFING (1956), sous la dénomination de méthode III. Le tableau

des données prises en compte dans le calcul des effets génétiques comprend tous les croisements et leurs réciproques, à l'exclusion de la diagonale d'autofécondation.

Ce modèle est équivalent à celui appliqué par MILLER et MARANI (1963), LEE *et al.* (1967), BAKER et VERHALEN (1975) (Griffing IV), mais il diffère de celui choisi par GREEN et CULP (1990) (Kearney, 1975 méthode II) et, plus encore, par WHITE et RICHMOND (1963), LANÇON (1987) et de ceux rapportés par NGUYEN *et al.* (1989) (Griffing I ou II).

L'équation de ce modèle est :

$$X_{ijk} = g_i + g_j + m_i - m_j + s_{ij} + r_{ij} + b_k + e_{ijk}$$

avec :

X, la variable considérée ;
i, le numéro de la mère ;
j, le numéro du père ;
k, le numéro de bloc ;
g, l'aptitude générale à la combinaison ;
s, l'aptitude spécifique à la combinaison ;
m, l'effet maternel général ;
r, l'effet maternel spécifique ;
b, l'effet du bloc ;
e, l'erreur résiduelle ;

et les contraintes :

$$\sum_i g_i = \sum_i m_i = 0$$

$$\forall_i, \forall_j, s_{ij} = s_{ji} \text{ et } r_{ij} = -r_{ji}$$

$$\forall_i, \sum_j s_{ij} = \sum_j r_{ij} = 0$$

Méthode statistique

La méthode utilisée est celle décrite par GRIFFING (1956) et reprise par KEARNEY (1975). Elle comprend l'ensemble des croisements en génération F1, y compris les croisements réciproques, sauf la diagonale. Le logiciel utilisé a été développé par Foucher (CIRAD) et Cilas (IRCC-CIRAD). Les parents sont étudiés séparément (LANÇON *et al.*, 1992).

L'analyse des F1 permet de calculer :

- l'importance de chacun des effets génétiques et l'estimation de leurs variances ;
- les variances de dominance et d'additivité qui serviront à estimer les différents niveaux d'héritabilité utiles au sélectionneur ;
- la corrélation entre valeur maternelle et aptitude générale en combinaison ;
- la corrélation entre valeur propre parentale et aptitude générale à la combinaison.

Les espérances de carrés moyens pour un modèle à effets aléatoires sont décrites par KEARNEY (1975). Dans le cas d'un diallèle répété dans plusieurs localités (considérées comme aléatoires) avec plusieurs répétitions dans chaque lieu (les blocs étant considérés comme fixés),

nous avons établi les espérances des carrés moyens (tabl.2). Ceci par analogie avec les espérances que l'on trouve pour un essai factoriel à effets aléatoires, en suivant la méthode proposée par ANDERSON et BANCROFT (1952).

TABLEAU 2
Dispositif diallèle, modèle à effets aléatoires, GRIFFING (1956), méthode III. Espérance des carrés moyens des effets génétiques établis par la méthode d'Anderson et d'après KEARNEY (1975) et SATTERTHWAITE (1946). *Diallel design, random effect model, GRIFFING (1956), method III. Excepted least squares of the genetic effects established using Anderson's method, according to KEARNEY (1975) and SATTERTHWAITE (1946).*

Source	Espérance du carré moyen		Dénominateurs des tests
Effets simples			
AGC	E [CMg]	$= 2LR (n-2) \sigma^2_g + 2LR \sigma^2_c + 2R (n-2) \sigma^2_{gl} + 2R \sigma^2_{cl} + \sigma^2_e$	CMe, (CMc + CMgl - CMcl)
ASC	E [CMc]	$= 2LR \sigma^2_c + 2R \sigma^2_{cl} + \sigma^2_e$	CMe, CMcl
GD	E (CMm)	$= 2LRn \sigma^2_m + 2LR \sigma^2_r + 2Rn \sigma^2_{ml} + 2R \sigma^2_{rl} + \sigma^2_e$	CMe, (CMr + CMml - CMrl)
SD	E [CMr]	$= 2LR \sigma^2_r + 2R \sigma^2_{rl} + \sigma^2_e$	CMe, CMrl
Interactions des effets simples avec le lieu			
AGC x lieu	E [CMgl]	$= 2R (n-2) \sigma^2_{gl} + 2R \sigma^2_{cl} + \sigma^2_e$	CMe, CMcl
ASC x lieu	E [CMcl]	$= 2R \sigma^2_{cl} + \sigma^2_e$	CMe
GD x lieu	E [CMml]	$= 2Rn \sigma^2_{ml} + 2R \sigma^2_{rl} + \sigma^2_e$	CMe, CMrl
SD x lieu	E [CMrl]	$= 2R \sigma^2_{rl} + \sigma^2_e$	CMe
Résidu	E [CMe]	$= \sigma^2_e$	

n, nombre de géniteurs
L, nombre de lieux
R, nombre de répétitions par lieu
AGC, aptitude générale à la combinaison, de variance σ^2_g
ASC, aptitude spécifique à la combinaison, de variance σ^2_c
GD, aptitude générale différentielle (mesure approchée de l'effet maternel), de variance σ^2_m
SD, aptitude spécifique différentielle (effets de réciprocité particuliers à certains croisements), de variance σ^2_r
CMe, carré moyen résiduel

*n, number of parents
L, number of sites
R, number of replicates per site
GCA (AGC in French), general combining ability, variance σ^2_g
SCA (ASC in French), specific combining ability, variance σ^2_c
DG (GD in French), differential general ability (approximate measurement of maternal effects) variance σ^2_m
DS (SD in French), differential specific ability (reciprocity effects specific to certain crosses), variance σ^2_r
RMS (CMe in French), residual square*

Les carrés moyens des effets génétiques sont comparés, par un test F, à un carré moyen ou à une combinaison linéaire de carrés moyens (SATTERTHWAITE, 1946), dont l'espérance ne diffère que par l'absence de l'effet génétique à tester.

On estime les variances des effets génétiques dont les carrés moyens correspondants sont significatifs, et également celles dont les carrés moyens sont élevés par rapport au carré moyen résiduel, sachant que les négliger pourrait conduire à biaiser l'estimation des autres variances.

D'après MALECOT (1948), GRIFFING (1956) et KEARNEY (1975), en négligeant les termes d'interaction entre effets d'additivité ou de dominance (épistasie), on peut écrire pour un seul lieu :

$Cov (X_{ijk}, X_{ijk}) = 2 (\sigma^2_g + \sigma^2_m) + \sigma^2 + \sigma^2_r = Cov FS_1$
(Covariance entre pleins frères de même père et même mère)

$Cov (X_{ijk}, X_{jik}) = 2 (\sigma^2_g + \sigma^2_m) = Cov FS_2$
(Covariance entre pleins frères réciproques)

$\text{Cov}(X_{ijk}, X_{ijk'}) = \text{Cov}(X_{ijk}, X_{ijk'}) = \sigma^2g + \sigma^2m = \text{Cov HS}_1$
(Covariance entre demi-frères, de même père ou de même mère)

$\text{Cov}(X_{ijk}, X_{ijk'}) = \text{Cov}(X_{ijk}, X_{ijk'}) = \sigma^2g = \text{Cov HS}_2$
(Covariance entre demi-frères réciproques)

Par définition, les variances d'additivité génétique et maternelle σ^2A et σ^2Am , et les variances de dominance génétique et maternelle σ^2D et σ^2Dm , sont telles que :

$$\text{Cov FS}_1 = \sigma^2A + \sigma^2D + \sigma^2Am + \sigma^2Dm$$

$$\text{Cov FS}_2 = \sigma^2A + \sigma^2D$$

$$\text{Cov HS}_1 = 1/2 (\sigma^2A + \sigma^2Am)$$

$$\text{Cov HS}_2 = 1/2 \sigma^2A$$

Définissons des variances additives et de dominance au sens large, incluant les effets maternels :

$$\sigma^2Ad = \sigma^2A + \sigma^2m \quad (\text{variance additive})$$

$$\sigma^2Do = \sigma^2D + \sigma^2Dm \quad (\text{variance de dominance})$$

Alors, en ne considérant que les frères directs et non réciproques, on peut récrire les covariances suivantes.

Or, dans le modèle de Griffing et à condition que $\text{Cov}(g,m)$ et $\text{Cov}(r,c)$ soient nulles :

$$\text{CovFS} = \text{Cov}(X_{ijk}, X_{ijk'}) = 2 (\sigma^2g + \sigma^2m) + \sigma^2s + \sigma^2r$$

$$\text{CovHS} = \text{Cov}(X_{ijk}, X_{ijk'}) = \sigma^2g + \sigma^2m$$

d'où

$$\sigma^2Ad = 2 (\sigma^2g + \sigma^2m)$$

$$\sigma^2Do = \sigma^2s + \sigma^2r$$

$$\sigma^2P = \sigma^2Ad + \sigma^2Do + \sigma^2E$$

avec :

σ^2P , variance phénotypique ;

σ^2E , variance environnementale.

Soit :

- pour la parcelle

$$\sigma^2E_p = \sigma^2e$$

$$\sigma^2Ad_p = 2 (\sigma^2g + \sigma^2m + \sigma^2gl + \sigma^2ml)$$

$$\sigma^2Do_p = \sigma^2s + \sigma^2r + \sigma^2sl + \sigma^2rl$$

Variabilité génétique et aptitudes à la combinaison

Les caractéristiques étudiées peuvent être classées en trois groupes, selon l'importance relative des effets principaux et des effets d'interaction.

• Si les effets simples sont prédominants, on peut encore identifier deux situations.

L'aptitude générale à la combinaison est dominante.

On trouve dans cette catégorie la taille (HTOT) et le nombre de capsules portées par chaque type de branches (CBV, CBF).

- pour la localité

$$\sigma^2E_d = \sigma^2e/R$$

$$\sigma^2Ad_d = \sigma^2Ad_p$$

$$\sigma^2Do_d = \sigma^2Do_p$$

- au niveau multilocal

$$\sigma^2E_m = \sigma^2e/RL$$

$$\sigma^2Ad_m = 2 (\sigma^2g + \sigma^2m + \sigma^2gl/L + \sigma^2ml/L)$$

$$\sigma^2Do_m = \sigma^2c + \sigma^2r + \sigma^2cl/L + \sigma^2rl/L$$

En référence aux équations précédentes, on pourra ainsi définir plusieurs niveaux d'héritabilité au sens strict :

$$h^2 = \sigma^2A/\sigma^2P$$

Cas 1, on sélectionne d'après le résultat d'une parcelle pour une localité :

$$h^2_{N1} = 2(\sigma^2g + \sigma^2gl)/(\sigma^2Ad_d + \sigma^2Do_d + \sigma^2E_p)$$

Cas 2, on sélectionne d'après la moyenne des résultats parcellaires d'un dispositif pour cette localité :

$$h^2_{N2} = 2(\sigma^2g + \sigma^2gl)/(\sigma^2Ad_d + \sigma^2Do_d + \sigma^2E_d)$$

Cas 3, on sélectionne d'après le résultat moyen dans une localité (dispositif) pour l'ensemble des localités ou pour une des autres localités :

$$h^2_{N3} = (2 \sigma^2g)/(\sigma^2Ad_p + \sigma^2Do_p + \sigma^2E_d)$$

Cas 4, on sélectionne d'après la moyenne des résultats d'un ensemble de localités pour cet ensemble de localités :

$$h^2_{N4} = 2(\sigma^2g + \sigma^2gl/L)/(\sigma^2Ad_m + \sigma^2Do_m + \sigma^2E_m)$$

Cas 5, on sélectionne d'après la moyenne des résultats d'un ensemble de localités pour l'une des localités :

$$h^2_{N5} = (2 \sigma^2g)/(\sigma^2Ad_m + \sigma^2Do_m + \sigma^2E_m)$$

En l'absence d'interaction, on a :

$$h^2_{N5} = h^2_{N4} > h^2_{N3} = h^2_{N2} > h^2_{N1}$$

En présence d'interactions et d'effets simples :

$$h^2_{N2} > h^2_{N3} \text{ et } h^2_{N4} > h^2_{N5} > h^2_{N1}$$

En présence d'interaction, sans effets simples :

$$h^2_{N2} = h^2_{N4} > h^2_{N1} \text{ et } h^2_{N5} = h^2_{N3} = 0$$

Résultats

On y trouve également la plupart des caractéristiques technologiques de la fibre, uniformité (LUR), maturité et finesse (MFM, MHS), ténacité, allongement (ST1, SE1) et couleur (CRD, CPB).

On y trouve enfin le pourcentage de fibre (RFR).

Les données recueillies dans certaines localités montrent que le nombre de branches végétatives, la pilosité, la densité des capsules sur les branches fructifères et le taux de linter des graines sont du même type.

Les aptitudes générales et spécifiques sont d'égale importance pour les deux paramètres de longueur (L25 et L50).

Parmi les variables décrites par les auteurs ayant rapporté des expériences similaires (GREEN et CULP, 1990 ; BAKER et VERHALEN, 1975 ; LEE *et al.*, 1967 ; MILLER et MARANI, 1963), certaines répondent plus souvent à cette classification. Ce sont le poids capsulaire, le pourcentage de fibre, les paramètres de longueur, la ténacité et l'allongement de la fibre.

• **Si l'interaction entre effet génétique et milieu prédomine**, deux cas sont alors possibles.

AGC x lieu dominante : c'est la règle pour la date d'apparition de la première fleur (D1F), le rendement par unité de surface (RDT) et le poids moyen capsulaire (PMC) et l'indice micronaire (MIM).

AGC x lieu et ASC x lieu d'égale importance : parmi les variables étudiées, seul l'indice de fibre (LID) entre dans cette catégorie.

• **Aucun effet génétique n'est mis en évidence.** La production par plante (PCG), la teneur en huile de la graine (GHL) et toutes les variables du fil (RKM, DAL, FIN, GRO, NEP, UPC, GRD) sont dans ce cas.

On retrouve toutes les variables dont la variabilité génétique a pu être sous-estimée par un choix malheureux de géniteurs dans la population d'origine ou masquée par une variabilité environnementale largement plus importante. La correction de la production par plante par l'écartement (variable RDT) tend à augmenter un peu la part héréditaire de la variance.

L'influence considérable du milieu sur l'élaboration du rendement est bien connue de tous les sélectionneurs. Lorsqu'elle s'exprime par le jeu des interactions génotype x milieu (tabl. 3) il est possible d'améliorer la production par voie génétique dans un environnement défini mais, *a contrario*, sélectionner pour un ensemble géographique peu typé sera inefficace. Les résultats décrits par LEE *et al.* (1967) ou par BAKER et VERHALEN (1975) vont dans ce sens, tandis que ceux présentés par MILLER et MARANI (1963) et par GREEN et CULP (1990) modèrent l'importance des interactions entre effets génétiques et milieu.

Dans le processus de création variétale, l'interaction génotype x milieu est prise en compte tardivement, grâce à l'expérimentation multilocale qui porte généralement sur un petit nombre de génotypes. Pour améliorer la production de ses obtentions, le sélectionneur doit donc intervenir plus précocement. Soit celui-ci teste un plus grand nombre de génotypes dans des situations pédo-climatiques variées, soit il identifie des composantes morphologiques ou agronomiques, génétiquement variables et associées à l'élaboration et à la structuration de la production (WORLEY *et al.*, 1976 ; HAU, 1988).

En général, le nombre total de capsules portées par une plante constitue la composante principale du rendement (WORLEY *et al.*, 1976). Or, ce total s'obtient en additionnant deux variables (CBF et CBV), dont l'hérédité paraît être déterminée plus simplement (tabl. 3). Des résultats non présentés montrent aussi qu'il peut être amélioré en agissant soit sur le nombre de branches végétatives, soit sur le nombre moyen de capsules portées par chaque branche fructifère.

Le poids moyen capsulaire est la seconde composante directe du rendement. Bien que les écarts moyens entre parents soient assez importants, sa variance génétique est faible et elle a pour origine principale une interaction entre génotype et milieu (tabl. 3). Un tel résultat est contredit par MILLER et MARANI (1963) ou par LEE *et al.* (1967). On peut penser qu'en faisant intervenir des observations réalisées sur 3 autres variables (PCG, CBV, CBF), la méthode utilisée pour estimer PMC est à l'origine d'erreurs multiplicatives. Ainsi, la part de la variance de l'effet génétique simple dans la variance totale a été très probablement sous-estimée par l'analyse.

Parmi les caractéristiques technologiques de la fibre, du fil et de la graine (tabl. 4 à 6), la variabilité génétique est encore très forte pour le pourcentage de fibre et la finesse standard. Jusqu'à présent, ce dernier paramètre a été moins systématiquement pris en compte par la sélection. La variabilité est plus faible pour la longueur 50% S.L., l'allongement et les paramètres de colorimétrie, pour l'indice de fibre et le poids de la graine. En dehors de l'indice micronaire et du poids de la graine, la plupart de ces caractéristiques (uniformité, finesse et résistance) ont une hérédité additive, en interaction faible avec le milieu. Mais on note aussi un effet de dominance non négligeable (40 % de la variance génétique environ) pour les deux paramètres de longueur. On peut penser (FALCONER, 1974) que la variance de dominance est devenue plus facilement détectable par l'augmentation de la fréquence des gènes dominants dans cette population de variabilité restreinte et sélectionnée.

Les références bibliographiques portant sur les caractéristiques du fil (tabl. 5) sont rares : GREEN et CULP (1990) trouvent que la résistance du fil présente une prédominance d'effet simple d'AGC. Dans notre étude, la variabilité très importante, supérieure à la norme admise habituellement, des données recueillies au Cameroun et au Tchad a provoqué une augmentation drastique de la variance résiduelle. Celle-ci a entraîné une sous-évaluation des différents effets génétiques. Cependant, en raison de la rareté des études sur le fil, nous avons tenu à poursuivre l'analyse de ces caractéristiques.

Les résultats sur le poids de la graine (tabl. 6) sont inattendus. Malgré une variabilité non négligeable dans la population parentale, les variances génétiques sont faibles et en très forte interaction avec le milieu. Or, l'expérience montre que la génétique de ce caractère est simple et fortement additive. Par contre, la faiblesse des écarts entre

les parents peut expliquer l'absence d'effets génétiques significatifs sur le déterminisme de la teneur en huile de la graine.

Dans leur ensemble, tous ces résultats concordent avec ceux mis en évidence par les nombreuses études portant sur le comportement du cotonnier en croisement.

On peut classer l'ensemble des critères étudiés d'après l'importance relative de la variance d'aptitude générale à la combinaison en effet simple ou en interaction.

La variance d'aptitude générale à la combinaison est largement plus élevée que celle des autres effets pour la taille, (HTOT), la précocité de floraison, (DIF), le poids capsulaire (PMC) et la production (RDT, CBV), l'uniformité de fibre (LUR), la maturité ou la finesse (MFM, MHS), la ténacité ou l'allongement (ST1, SE1), la couleur (CRD, CPB) et le pourcentage de fibre (RFR).

La variance d'aptitude générale à la combinaison est équivalente à la variance d'aptitude spécifique à la combinaison pour la longueur (L25, L50) et la taille de la graine (GSI).

La variance d'aptitude générale à la combinaison est inférieure à la variance d'aptitude spécifique à la combinaison pour l'indice de fibre (LID), et à celles dues aux effets de réciprocité pour la production des branches fructifères (CBF).

Effets maternels ou de réciprocité (tabl. 3 à 6)

Les effets maternels interviennent comme des effets simples pour 4 des 28 variables analysées, mais sans jamais atteindre le seuil de signification.

Les interactions mettant en jeu l'effet maternel sont moins importantes que les interactions entre effets génétiques et localités. Elles se manifestent néanmoins pour 3 variables agronomiques ou morphologiques (DIF, PMC, CBV) et 3 caractéristiques de la graine (RFR, GSI, LID). Des données partielles laissent penser que le nombre de branches végétatives et le pourcentage d'amande seraient dans ce cas.

Lorsque l'effet maternel porte sur la graine, on ne peut pas l'attribuer au rôle alimentaire joué par la mère porteuse de l'embryon. En effet, les mesures sont effectuées sur les graines de la génération F1 et non sur celles du parent femelle. Dans ce cas, il s'agirait donc, plutôt, d'un effet maternel de type cytoplasmique.

En règle générale, la part de ces effets dans la variance génétique totale est faible en comparaison des autres effets. Tant que la variabilité génétique d'origine nucléaire reste élevée, les effets de type cytoplasmique doivent être considérés comme négligeables : le sens du croisement n'a donc pas d'importance.

TABLEAU 3
Caractéristiques agronomiques. Niveau de signification des carrés moyens (*, ** ou ***), estimation des variances des effets génétiques et corrélation entre aptitude générale à la combinaison et la valeur propre des parents.
Agronomic characteristics. Level of significance of the mean squares (, ** or ***), estimate of variances of genetic effects and correlation between the general combining ability and intrinsic value of the parents.*

Variable	HTOT	DIF	PCG	RDT	PMC	CBV	CBF
AGC	17,3	0,32	24	61		4,3*	1,2*
ASC	2,3						
GD							0,1
SD							
Interaction x lieux							
AGC x l	11,3*	1,69*	74	321	0,08**	1,5	
ASC x l							
GD x l		0,34			0,02	1,1**	
SD x l							3,2
Variance résiduelle	101,8	10,32	2198	5143	0,63	20,0	20,2
Corrélation							
Par. x AGC (1)	0,86	0,93	0,50	0,64	0,64	0,87	0,77

AGC, aptitude générale à la combinaison, de variance σ^2_g
ASC, aptitude spécifique à la combinaison, de variance σ^2_c
GD, aptitude générale différentielle (mesure approchée de l'effet mater-
nel), de variance σ^2_m
SD, aptitude spécifique différentielle (effets de réciprocité particuliers à
certains croisements), de variance σ^2_r

GCA (AGC in French), general combining ability, variance σ^2_g
SCA (ASC in French), specific combining ability, variance σ^2_c
DG (GD in French), differential general ability (approximate measurement
of maternal effects) variance σ^2_m
DS (SD in French) differential specific ability (reciprocity effects specific
to certain crosses), variance σ^2_r

Nota : les variances génétiques correspondant à des carrés moyens élevés, bien que non significatives au seuil 0,05, ont néanmoins été estimées.
(1) Par. x AGC : corrélation entre la valeur propre parentale et l'aptitude générale à la combinaison de ce parent.
NB: although not significant at the 0.05 threshold, the genetic variances corresponding to high mean squares were nevertheless estimated.
(1) Par. x GCA (AGC in french): correlation between intrinsic parent value and the general combining ability of the parent.

TABLEAU 4

Caractéristiques de la fibre. Niveau de signification des carrés moyens (*, ** ou *), estimation des variances des effets génétiques et corrélation entre aptitude générale à combinaison et la valeur propre des parents.**
Fibre characteristics. Level of significance of the mean squares (, ** or ***), estimate of variances of genetic effects and correlation between the general combining ability and intrinsic value of the parents.*

Variable	L25	L50	LUR	MIM	MFM	MHS	ST1	SE1	CRD	CPB
AGC	0,11	0,03	0,92**		5,60*	71,0*	0,49*	0,006*	0,16***	0,023*
ASC	0,13*	0,05*								
GD										
SD										
Interaction x lieux										
AGC x l				0,027*	2,05**					
ASC x l						14,7				
GD x l	0,01									
SD x l	0,13					3,5				
Variance résiduelle	0,74	0,52	2,84	0,071	19,49	95,4	1,28	0,116	1,85	0,177
Corrélation										
Par. x AGC	0,99	0,92	0,99	0,55	0,90	0,95	0,99	0,96	0,92	0,58

AGC, aptitude générale à la combinaison, de variance σ^2_g
ASC, aptitude spécifique à la combinaison, de variance σ^2_c
GD, aptitude générale différentielle (mesure approchée de l'effet mater-
nel), de variance σ^2_m
SD, aptitude spécifique différentielle (effets de réciprocité particuliers à
certains croisements), de variance σ^2_r

GCA (AGC in French), general combining ability, variance σ^2_g
SCA (ASC in French), specific combining ability, variance σ^2_c
DG (GD in French), differential general ability (approximate measurement
of maternal effects), variance σ^2_m
DS (SD in French), differential specific ability (reciprocity effects
specific to certain crosses), variance σ^2_r

TABLEAU 5

Caractéristiques du fil. Niveau de signification des carrés moyens (*, ** ou *), estimation des variances des effets génétiques et corrélation entre aptitude générale à la combinaison et la valeur propre des parents.**
Yarn characteristics. Level of significance of the mean squares (, ** or ***), estimate of variances of genetic effects and correlation between the general combining ability and intrinsic value of the parents.*

Variable	RKM	DAL	FIN	GRO	NEP	UPC	GRD
AGC	0,40		74	875	1 563	0,07	5,5
ASC	0,06						
GD		0,008					
SD							
Interaction x lieux							
AGC x l					2543		5,7
ASC x l	0,16	0,013	356			0,05	9,5
GD x l					523		4,2
SD x l		0,001					
Variance résiduelle	2,14	0,212	15 696	31 414	28 119	1,26	103,6
Corrélation							
Par. x AGC	1,00	0,47	0,57	0,85	0,97	0,93	0,94

AGC, aptitude générale à la combinaison, de variance σ^2_g
ASC, aptitude spécifique à la combinaison, de variance σ^2_c
GD, aptitude générale différentielle (mesure approchée de l'effet mater-
nel), de variance σ^2_m
SD, aptitude spécifique différentielle (effets de réciprocité particuliers à
certains croisements), de variance σ^2_r

GCA (AGC in French), general combining ability, variance σ^2_g
SCA (ASC in French), specific combining ability, variance σ^2_c
DG (GD in French), differential general ability (approximate measurement
of maternal effects), variance σ^2_m
DS (SD in French), differential specific ability (reciprocity effects
specific to certain crosses), variance σ^2_r

TABEAU 6

Caractéristiques de la graine. Niveau de signification des carrés moyens (*, ** ou ***), estimation des variances des effets génétiques et corrélation entre aptitude générale à la combinaison et valeur propre des parents.

Seed characteristics. Level of significance of the mean squares (*, ** or ***), estimate of variances of genetic effects and correlation between the general combining ability and intrinsic value of the parents.

Variable	RFR	GSI	LID	GHL
AGC	0,84*		0,03	0,01
ASC	0,12	0,02		0,02
GD	0,01			0,02
SD	0,03			0,01
Interaction x lieux				
AGC x l		0,06		0,13
ASC x l	0,08	0,04	0,06*	0,16
GD x l	0,03	0,01	0,01	
SD x l	0,03			0,05
Variance résiduelle	0,61	0,30	0,22	1,77
Corrélation Par. x AGC	0,94	0,96	0,85	0,93

AGC, aptitude générale à la combinaison, de variance σ^2_g
ASC, aptitude spécifique à la combinaison, de variance σ^2_c
GD, aptitude générale différentielle (mesure approchée de l'effet mater-
nel), de variance σ^2_m
SD, aptitude spécifique différentielle (effets de réciprocité particuliers à
certains croisements), de variance σ^2_r

GCA (AGC in French), general combining ability, variance σ^2_g
SCA (ASC in French), specific combining ability, variance σ^2_c
DG (GD in French), differential general ability (approximate measurement
of maternal effects) variance σ^2_m
DS (SD in French) differential specific ability (reciprocity effects specific
to certain crosses), variance σ^2_r

Corrélations entre la valeur propre et la valeur en
croisement des lignées parentales (tabl. 3 à 6)

Les corrélations entre les valeurs propres des parents et
leurs aptitudes à la combinaison, estimées sur l'ensemble
des localités, sont moyennes ou faibles lorsque les varian-
ces génétiques sont faibles (production, ou couleur de la
fibre) ou lorsque les interactions entre effets génétiques et
localité sont fortes (indice micronaire).

Selon la valeur de cette corrélation, on peut distinguer
les quatre groupes suivants de variables :

- la corrélation est très élevée (>0,95) pour CST, L25,
LUR, MHS, ST1, SE1, RKM, NEP, et GSI ;
- la corrélation est forte (>0,85) pour HTOT, D1F,
CBV, L50, MFM, CRD, RFR, GROS, UPC, GRD, LID et
GHL ;
- la corrélation est moyenne (>0,75) pour CBF ;
- la corrélation est faible pour PCG, RDT, PMC, MIM,
CPB, DAL et FIN.

Dans la plupart des cas, lorsque les effets de type additif
sont significatifs, le test diallèle ou tout autre test permet-
tant l'estimation des valeurs en combinaison peut donc

apporter un gain de précision non négligeable sur la valeur
génétique des parents en croisement. Inversement, le choix
des géniteurs doit prendre en compte la valeur propre du
parent.

Héritabilités (tabl. 7 à 10)

Pour chacune des caractéristiques étudiées, l'informa-
tion concernant la structure génétique de la variabilité peut
être représentée de façon synthétique par plusieurs para-
mètres d'héritabilité selon le calcul précisé dans le para-
graphe «matériel et méthode».

h^2_{N1} , h^2_{N2} et h^2_{N4} définissent respectivement la fraction de
la variabilité d'une parcelle, d'une localité ou d'un ense-
mble de localités qui peut être transmise d'une génération à
l'autre. En d'autres termes, les paramètres d'héritabilité
précisent l'importance des effets génétiques de type addi-
tif dans la réalisation du phénotype qui peut être décrit à
partir de son observation dans une parcelle, dans un
dispositif en blocs complets (une localité) ou dans un
dispositif multilocal. h^2_{N1} et h^2_{N2} sont généralement consi-
dérés comme l'héritabilité au sens strict (si on suppose les
géniteurs consanguins et en absence d'épistasie).

Schématiquement, on peut répartir de la façon suivante
les variables étudiées en groupes d'héritabilité moyenne
croissante au niveau parcellaire.

TABLEAU 7

Héritabilité des caractéristiques agronomiques.**Heritability of agronomic characteristics.**

Variable	HTOT	DIF	PCG	RDT	PMC	CBV	CBF
Ad/(Ad + Do)s	0,94	1,00	1,00	1,00		1,00	1,00
Ad/(Ad + Do)i	0,96	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
h^2_{N1}	0,28	0,27	0,08	0,13	0,20	0,34	0,09
h^2_{N2}	0,54	0,55	0,26	0,37	0,45	0,62	0,22
h^2_{N3}	0,41	0,29	0,06	0,06	0,00	0,46	0,22
h^2_{N4}	0,82	0,57	0,38	0,47	0,45	0,84	0,53
h^2_{N5}	0,71	0,36	0,22	0,20	0,00	0,77	0,53

b : pente de la droite de régression parent moyen descendant

$$Ad/(Ad + Do)s = 2\sigma^2g / 2\sigma^2g + \sigma^2c$$

$$Ad/(Ad + Do)i = (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl) / (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl + \sigma^2c + \sigma^2cl)$$

b: gradient of the mean parent: progeny regression curve

$$Ad/(Ad + Do)s = 2\sigma^2g / 2\sigma^2g + \sigma^2c$$

$$Ad/(Ad + Do)i = (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl) / (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl + \sigma^2c + \sigma^2cl)$$

TABLEAU 8

Héritabilité des caractéristiques de la fibre.**Heritability of fibre characteristics.**

Variable	L25	L50	LUR	MIM	MFM	MHS	ST1	SE1	CRD	CPB
Ad/(Ad + Do)s	0,63	0,55	1,00	-	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Ad/(Ad + Do)i	0,63	0,55	1,00	1,00	1,00	0,91	1,00	1,00	1,00	1,00
h^2_{N1}	0,18	0,10	0,39	0,43	0,44	0,56	0,43	0,09	0,15	0,21
h^2_{N2}	0,32	0,25	0,72	0,75	0,76	0,77	0,75	0,29	0,41	0,51
h^2_{N3}	0,32	0,25	0,72	0,00	0,56	0,77	0,75	0,29	0,41	0,51
h^2_{N4}	0,43	0,42	0,91	0,75	0,91	0,93	0,92	0,62	0,73	0,81
h^2_{N5}	0,43	0,42	0,91	0,00	0,83	0,93	0,92	0,62	0,73	0,81

b : pente de la droite de régression parent moyen descendant

$$Ad/(Ad + Do)s = 2\sigma^2g / 2\sigma^2g + \sigma^2c$$

$$Ad/(Ad + Do)i = (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl) / (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl + \sigma^2c + \sigma^2cl)$$

b: gradient of the mean parent: progeny regression curve

$$Ad/(Ad + Do)s = 2\sigma^2g / 2\sigma^2g + \sigma^2c$$

$$Ad/(Ad + Do)i = (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl) / (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl + \sigma^2c + \sigma^2cl)$$

TABLEAU 9

Héritabilité des caractéristiques technologiques de la graine.**Heritability of technological seed characteristics.**

Variable	RFR	GSI	LID	GHL
Ad/(Ad + Do)s	0,94	0,00	0,94	0,50
Ad/(Ad + Do)i	0,90	0,68	0,56	0,61
h^2_{N1}	0,64	0,25	0,20	0,12
h^2_{N2}	0,77	0,45	0,36	0,28
h^2_{N3}	0,77	0,00	0,32	0,02
h^2_{N4}	0,87	0,37	0,65	0,27
h^2_{N5}	0,87	0,00	0,64	0,06

b : pente de la droite de régression parent moyen descendant

$$Ad/(Ad + Do)s = 2\sigma^2g / 2\sigma^2g + \sigma^2c$$

$$Ad/(Ad + Do)i = (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl) / (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl + \sigma^2c + \sigma^2cl)$$

b: gradient of the mean parent: progeny regression curve

$$Ad/(Ad + Do)s = 2\sigma^2g / 2\sigma^2g + \sigma^2c$$

$$Ad/(Ad + Do)i = (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl) / (2\sigma^2g + 2\sigma^2gl + \sigma^2c + \sigma^2cl)$$

TABLEAU 10

Héritabilité des caractéristiques technologiques du fil.
Heritability of technological yarn characteristics.

Variable	RKM	DAL	FIN	GRO	NEP	UPC	GRD
Ad/(Ad + Do)s	0,93	-	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Ad/(Ad + Do)i	0,78	0,00	0,29	1,00	1,00	0,74	0,70
h ² _{N1}	0,34	0,00	0,01	0,05	0,22	0,10	0,15
h ² _{N2}	0,51	0,00	0,03	0,18	0,50	0,28	0,34
h ² _{N3}	0,51	0,00	0,03	0,18	0,19	0,28	0,17
h ² _{N4}	0,77	0,00	0,12	0,47	0,69	0,61	0,56
h ² _{N5}	0,77	0,00	0,12	0,47	0,49	0,61	0,44

b : pente de la droite de régression parent moyen descendant
Ad/(Ad + Do)s = 2σ²g / 2σ²g + σ²c)
Ad/(Ad + Do)i = (2σ²g + 2 σ²gl) / (2σ²g + 2σ²gl + σ²c + σ²cl)

b: gradient of the mean parent: progeny regression curve
Ad/(Ad + Do)s = 2σ²g / 2σ²g + σ²c)
Ad/(Ad + Do)i = (2σ²g + 2 σ²gl) / (2σ²g + 2σ²gl + σ²c + σ²cl)

h²_{N1} > 0,50, deux variables technologiques, la finesse et le pourcentage de fibre (MHS et RFR) sont classées comme très héritable. Des résultats partiels montrent que le nombre de branches végétatives, la pilosité, l'indice Pressley et le taux de linter font partie de ce groupe.

h²_{N1} > 0,25, l'héritabilité est moyenne pour une variable morphologique, la taille (HTOT), pour la précocité (D1F), pour une composante de la production (CBV) et pour plusieurs variables technologiques : l'uniformité, la maturité et la ténacité de la fibre, la résistance du fil et la taille de la graine (LUR, MIM, MFM, ST1, RKM et GSI).

h²_{N1} > 0,10, pour le rendement et le poids moyen capsulaire (RDT, PMC) ou pour la longueur et la couleur de la fibre (L25, L50, CRD, CPB), la charge et l'uniformité du fil (NEP, GRD, UPC), l'indice de fibre et la richesse en huile de la graine (LID ou GHL). On peut considérer que l'héritabilité au niveau parcellaire est relativement faible.

h²_{N1} < 0,10, la production d'une plante (PCG), celle des branches fructifères (CBF), l'allongement de la fibre et du fil, et la régularité du fil (SEI, DAL, FIN et GRO) ont une hérabilité presque nulle.

On note que la prise en compte des valeurs moyennes de l'essai améliore l'héritabilité (h²_{N2} > h²_{N1}), sans changer notablement le classement des variables entre elles.

Le dispositif multilocal apporte un gain de précision, d'autant plus important que la variance résiduelle est forte par rapport à la variance génétique, et que celle-ci est principalement composée d'additivité, c'est-à-dire sans interaction avec le lieu. Il en est ainsi pour l'allongement, l'indice de jaune et la plupart des caractéristiques du fil. Une variabilité génétique, faible peut alors être compensée par un plus grand nombre d'observations.

Au contraire, lorsque les effets additifs sont en interaction importante avec le lieu, les hérabilités calculées dans un lieu ou sur l'ensemble des lieux sont de même grandeur.

Avec h²_{N5}, la variabilité explorée est beaucoup plus vaste que dans les cas précédents puisque elle inclut l'interaction entre effet génétique et milieu. Cette hérabilité (avec les mêmes hypothèses que précédemment) définit la fraction de variabilité transmissible d'une génération à la suivante et d'un lieu donné à l'ensemble des lieux. Elle précise s'il est légitime de valider pour un ensemble de localités une valeur génétique appréciée dans l'une d'elles.

Pour les variables qui présentent une forte part de variance additive en interaction avec le lieu, ce paramètre d'héritabilité est faible : variables de production (PCG, RDT, PMC) ou certaines variables technologiques (MIM, NEP, GRD, GSI et GHL).

h²_{N5} répond à la question inverse de la précédente : peut-on accepter dans un lieu particulier un jugement sur la valeur génétique d'un individu (au demeurant, son aptitude générale à la combinaison) porté à partir d'un ensemble de localités ?

Comme dans le cas précédent, les variables qui présentent une forte part de variance additive en interaction avec le lieu sont pénalisées. Dans certains cas, on peut obtenir des hérabilités très faibles (PCG, RDT et GHL) et même nulles (PMC, MIM et GSI). Il est alors néfaste d'augmenter le nombre d'observations réalisées hors du site pour estimer la valeur en croisement d'un individu.

Pour les autres variables, la précision de l'estimation de la valeur génétique est améliorée par rapport à la prise en compte des observations réalisées dans le lieu seulement. Le dispositif multilocal apporte des informations supplémentaires utilisables.

Les variables présentées peuvent être réparties en plusieurs groupes selon les valeurs d'héritabilité du second type (h²_{N3} et h²_{N5}) qui leur sont attribuées :

- très fortes pour certaines variables technologiques (LUR, MFM, MHS, CPB, RKM et RFR) ;

- fortes pour certaines variables morphologiques (HTOT), de production (CBV et CBF) ou technologiques (SEI, CRD, UPC et LID) ;

- moyennes pour des variables de précocité (DIF) ou technologiques (L25, L50, GRO, NEP, GRD) ;

- faibles pour des variables de production (PCG et RDT) ou technologiques (FIN et GHL) ;

- nulles pour des variables de production (PMC) ou technologiques (MIM, DAL, et GSI).

La représentation graphique de la régression du descendant (moyenne des deux croisements réciproques) sur le parent moyen (fig. 1 à 14) constitue une approche de l'héritabilité au sens strict (modèle additif), dont les enseignements sont complémentaires de ceux fournis par l'estimation des variances.

Cette approche fournit une information globale sur l'ensemble du dispositif, comparable à $h^2_{N_1}$. Ainsi, la pente de la droite de régression indique l'héritabilité, lorsque celle-ci est considérée pour l'ensemble du dispositif :

- lorsque la pente est voisine de 1, cette héritabilité est forte. C'est le cas du pourcentage de fibre, de la ténacité, de la maturité et de la finesse de la fibre, de la résistance, de la nepposité, de l'uniformité et du nombre de points gros du fil ;

- plus la pente diffère de 1, plus l'héritabilité est faible. La taille et la production par plante, la longueur 2,5% S.L., la taille de la graine, sa teneur en huile et sa charge en fibre entrent dans cette catégorie.

En général, les conclusions tirées de l'analyse graphique concordent avec celles déduites du calcul des variances génétiques. Lorsque des divergences existent, on peut généralement les attribuer soit à une imprécision dans l'estimation des variances génétiques soit à une variance résiduelle trop forte. Ainsi, la variable taille (HTOT) se classe comme peu héritable selon la pente de la droite de régression, mais elle est fortement héritable d'après le calcul des variances génétiques. Dans ce cas, il est probable que la faible variabilité des parents soit à l'origine de ce hiatus.

La distance de la droite de régression à la droite de pente 1 indique la présence et l'importance de l'hétérosis moyen pour la caractéristique considérée. On confirme ainsi par une approche différente, les résultats de LANÇON *et al.* (1992 et 1993) : l'hétérosis est important pour la taille à la récolte, la production, la longueur de la fibre et, à un degré moindre, pour la teneur en huile de la graine.

Enfin, la dispersion des points autour de la droite de régression montre l'importance des effets d'hétérosis spécifique ou d'aptitude spécifique à la combinaison.

Discussion

Le choix du modèle d'analyse des effets génétiques

Pour une analyse des effets d'aptitude à la combinaison, les modèles utilisables peuvent être classés en trois catégories selon la manière dont ils prennent en considération les résultats de la diagonale d'autofécondation.

Griffing, méthode III ou IV : la diagonale est exclue de l'estimation et de l'analyse des aptitudes à la combinaison. Les données relatives aux géniteurs sont utilisables pour l'analyse de l'hétérosis (GARDNER et EBERHART, 1966) et de l'homéostasie.

Griffing, méthode I ou II : la diagonale est incluse pour l'estimation et l'analyse des aptitudes à la combinaison. Les génotypes parentaux, bien qu'homozygotes, sont considérés dans le modèle comme génétiquement équivalents aux hybrides hétérozygotes.

Kearney, méthode I ou II : la diagonale est incluse ; elle n'intervient pas dans l'estimation des aptitudes spécifiques à la combinaison, mais elle modifie légèrement d'une part l'estimation des aptitudes générales à la combinaison, en pesant sur la moyenne générale, et d'autre part celle de la variance résiduelle.

Dans ces deux derniers modèles, la prise en compte totale (Griffing I) ou partielle (Kearney I) des performances des parents dans l'estimation des aptitudes à la combinaison en modifie l'expression, d'autant plus nettement que l'hétérosis est important et que les parents sont moins nombreux.

Ainsi, si on néglige les effets de réciprocité et si on ne s'intéresse qu'à la valeur propre d'un génotype hétérozygote :

$$Y_{ij} = \alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij}$$

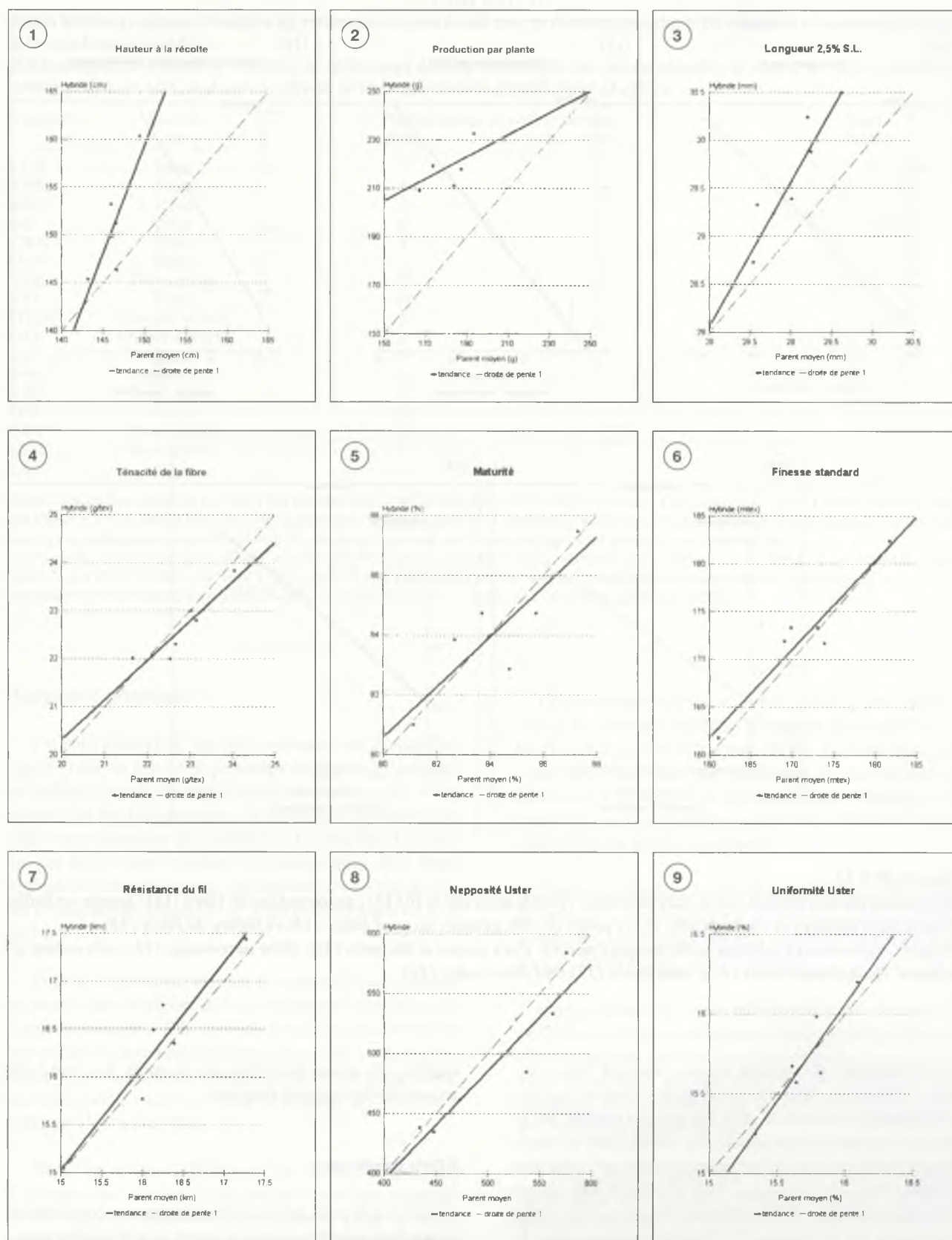
α_i , aptitude générale à la combinaison (AGC)

β_{ij} , aptitude spécifique à la combinaison (ASC)

Si on a aucun effet d'inbreeding, $\beta_{ii} = 0$ et $Y_{ii} = 2\alpha_i$

Si on a une dépression de consanguinité, $\beta_{ii} < 0$ et $Y_{ii} < 2\alpha_i$

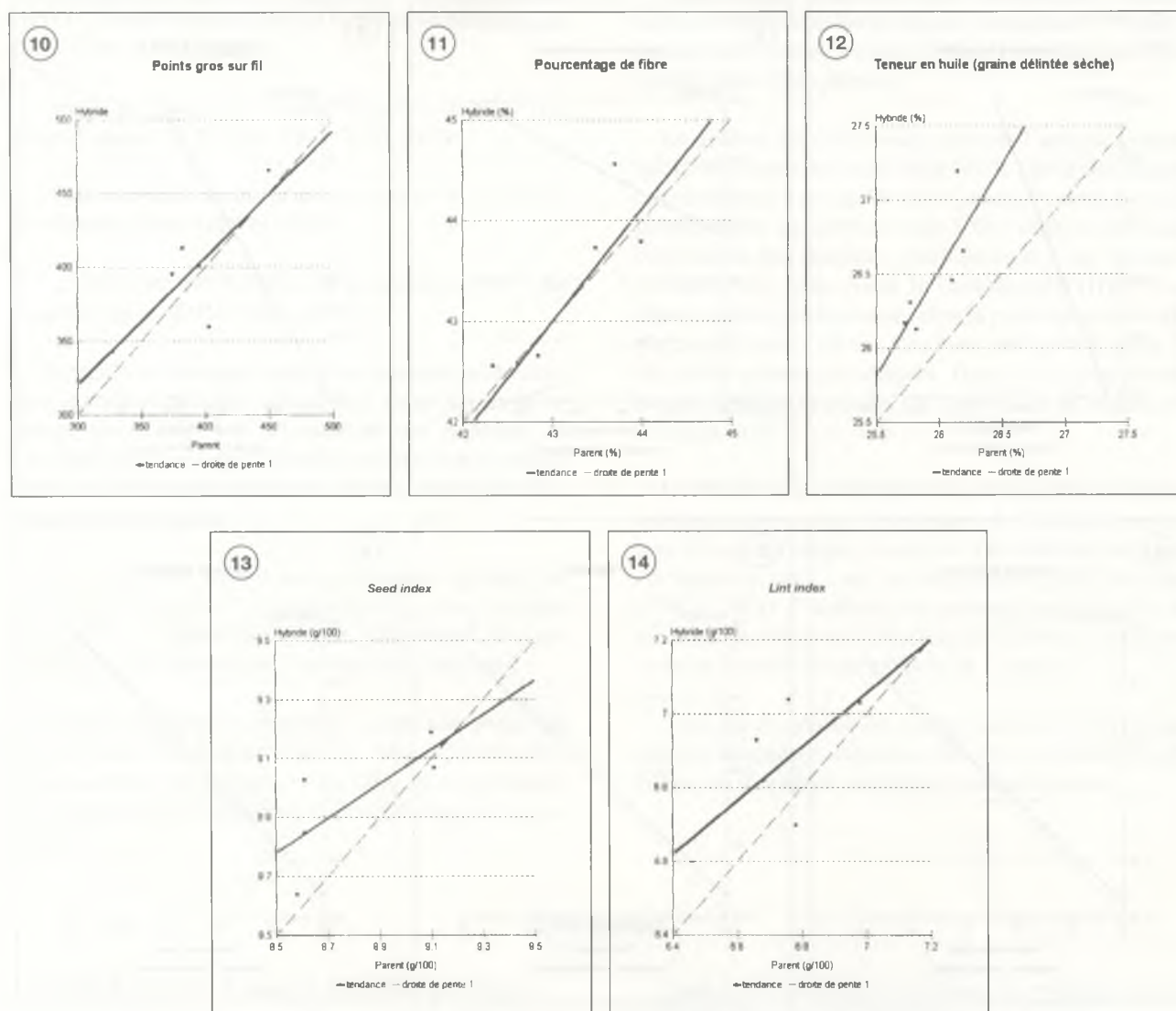
Sur un plan biologique, il paraît plus réaliste de calculer la valeur des α_i lorsque l'allèle i est en présence de l'allèle j . C'est-à-dire lorsqu'il est à l'état hétérozygote, en «combinaison» avec un autre allèle, plutôt que lorsqu'il est à l'état homozygote, en face de lui-même. En effet, si l'hétérosis moyen et l'hétérosis parental sont nuls, c'est-à-dire si l'état homozygote n'entraîne d'effet dépressif ni



Figures 1 à 9

Régression du descendant sur le parent moyen : hauteur moyenne des plantes à la récolte (1) ; production par plante (2) ; longueur 2,5 % S.L. (3) ; ténacité de la fibre (4) ; maturité de la fibre (5) ; finesse standard (6) ; résistance du fil (7) ; nepposité à l'Uster (8) et uniformité Uster de la fibre (9).

Progeny regression in relation to the average parent: mean plant height on harvesting (1); production per plant (2); 2.5% S.L. (3); fibre strenght (4); fibre maturity (5); standard fineness (6); yarn strenght (7); Uster neppiness (8) and Uster uniformity (9).



Figures 10 à 14.

Régression du descendant sur le parent moyen : points gros sur le fil (10) ; pourcentage de fibre (11) ; teneur en huile de la graine délintée et deshydratée (12) ; poids de 100 graines ou *seed index* (13) et indice de fibre (14).

Progeny regression in relation to the average parent: thick points in the yarn (10); fibre percentage (11); oil content of delinted, deshydrated seeds (12); seed index (13) and fibre index (14).

pour l'ensemble des parents ni pour aucun d'entre eux, alors l'estimation des a_i sera identique et le carré moyen correspondant au terme d'AGC ne sera pas modifié par la prise en compte de la diagonale. Par contre, dans le cas où on peut déceler soit de l'hétérosis moyen, soit de l'hétérosis parental, les carrés moyens d'AGC et aussi d'ASC seront fortement modifiés. Enfin, dernière critique portée contre l'inclusion de la diagonale d'autofécondation dans le modèle, l'estimation de la corrélation entre la valeur propre d'un parent et son aptitude générale à la combinaison est légèrement surévaluée parce que cette valeur propre intervient également dans le calcul de la valeur en combinaison.

Les résultats des expérimentations antérieures, aux-

quelles cet article fait référence ci-après, ont donc été reconsidérées sous cet éclairage.

Effets génétiques

Les conclusions sont en général largement conformes à ce que l'on sait d'expérience ou par voie d'expérimentation (LANÇON, 1987 ; CATELAND et SCHWENDIMAN, 1976 ; LEFORT et SCHWENDIMAN, 1974 ; HAU et MERDINOGLU, 1982 ; NGUYEN *et al.*, 1989) du déterminisme génétique des variables étudiées. En tenant compte des réserves d'interprétations émises précédemment, les résultats pourront être comparés avec ceux obtenus lors d'études plus anciennes (tabl. 11).

TABEAU 11

Bilan bibliographique. Nombre de références ayant établi une prédominance des effets simples d'aptitude générale à la combinaison (AGC).

Bibliographical summary. Number of references having indentified the predominance of simple general combining ability (CGA or AGC in French) effects or the equivalence of both types of effect.

Variable	Portant sur	Prédominance des effets simples		échelle AGC/ASC
		AGC	AGC + ASC	
LUR	Fibre	7		<div></div>
MFM	Fibre	4		<div></div>
MHS	Fibre	2		<div></div>
SEI	Fibre	8		<div></div>
CRD	Fibre	1		<div></div>
CPB	Fibre	2		<div></div>
RFR	Fibre/graine	12	1	<div></div>
STI	Fibre	12	1	<div></div>
HTOT	Morpho. plante	5	1	<div></div>
DIF	Morpho. plante	4	1	<div></div>
L25	Fibre	9	3	<div></div>
PMC	Prod. plante	6	3	<div></div>
CBF	Prod. plante	2	1	<div></div>
GSI	Graine	4	2	<div></div>
CBV	Prod. plante	1	1	<div></div>
RDT	Prod. plante	5	8	<div></div>
L50	Fibre	1	3	<div></div>

D'après les résultats rapportés par WHITE et RICHMOND (1963), LANÇON (1987), NGUYEN *et al.* (1989, 6 résultats), MILLER et MARANI (1963), GREEN et CULP (1990), LEE *et al.* (1967), BAKER et VERHALEN (1975), MARANI (1967). Pour chaque variable, le pourcentage de travaux ayant conclu à la prédominance des effets d'AGC est calculé et représenté sur l'échelle des aptitudes générales à la combinaison.

Based on the results reported by WHITE and RICHMOND (1963), LANÇON (1987), NGUYEN *et al.* (1989, 6 results) MILLER and MARANI (1963), GREEN and CULP (1990), LEE *et al.* (1967), BAKER and VERHALEN (1975), MARANI (1967). For each variable, the percentage of works having concluded that GCA effects were predominant is calculated and shown on the scale of general combining abilities.

Variabilité génétique

Un petit nombre de variables présente une héritabilité jugée faible au regard des résultats habituels, et, partant, symptomatique d'une variabilité génétique tronquée. Ainsi en est-il de deux composantes du rendement (poids moyen capsulaire et nombre de capsules sur les branches fructifères) et de plusieurs variables technologiques de la fibre (longueurs 2,5 et 50 % S.L., allongement et colorimétrie), du fil (nepposité, points fins et gros) et de la graine (teneur en huile).

Pour la longueur, ce résultat ne surprendra pas puisque la population de départ était restreinte aux génotypes de longueur moyenne. Elle ne représente donc pas l'ensemble des géniteurs potentiels africains disponibles, mais seulement ceux susceptibles de participer à un programme d'amélioration variétale visant le créneau des variétés à fibre de l'1/16 à l'1/32.

Déjà, en 1979, GOEBEL *et al.* avaient relevé, sur l'allongement, une baisse du progrès génétique résultant de 20 années d'exploitation du matériel HAR x Allen. Cette tendance semble s'être étendue à l'ensemble de la population étudiée. De fait, à l'exception de deux variétés apparentées originaires du Tchad (IRCO 5028 ; ROUX, 1977) et du Cameroun (IRMA 1243 ; CHANSELME *et al.*, 1988), la plupart des variétés issues du réseau en Afrique francophone présentent un allongement modéré (ROUX, 1978 ; LANÇON *et al.*, 1990). Ce constat s'applique également à l'allongement du fil et à sa nepposité.

La population étudiée est relativement typée, par rapport à des groupes variétaux d'origine différente (LANÇON, 1987 ; LANÇON *et al.*, 1990). Elle présente une certaine homogénéité morphologique qui tend également à restreindre la variabilité dans ce domaine (hauteur de la première branche fructifère, date d'apparition de la première fleur ou poids capsulaire).

On peut également retrouver certains signes d'essoufflement de la variabilité dans le tableau 12 qui résume et schématise les résultats obtenus dans les 6 diallèles réalisés en Côte-d'Ivoire, de 1972 à 1986.

Une comparaison rapide de deux périodes fait apparaître (à dispositif et à méthode constants) une diminution des effets d'aptitude générale à la combinaison, un accroissement des effets d'aptitude spécifique et une légère augmentation de la proportion de caractéristiques présentant une variabilité génétique nulle.

Un recours aux géniteurs exotiques limité, 8 variétés américaines et 5 variétés d'Afrique centrale, contre 36 directement issues du programme HAR ou fortement apparentés (NGUYEN *et al.*, 1989) et une pression de sélection forte et durable expliquent cette évolution.

La volonté d'améliorer ces paramètres passe donc par un élargissement de la base génétique décrite dans cet article. La lutte contre l'érosion génétique reste d'ailleurs une préoccupation permanente des sélectionneurs de l'IRCT (HAU, 1988 ; NGUYEN *et al.*, 1989 ; LANÇON *et al.*, 1990).

TABLEAU 12

Importance de plusieurs effets génétiques, mesurée par le pourcentage de variables présentes dans chaque catégorie.

Importance of several genetic effects, measured by the percentage of variables found in each category.

Effet génétique	Diallèles réalisés	
	Avant 1980	Après 1980
AGC > ASC	82	61
AGC et ASC	4	20
Pas d'effet génétique	14	19

AGC : aptitude générale à la combinaison, de variance σ^2_g
 ASC : aptitude spécifique à la combinaison, de variance σ^2_c
 D'après NGUYEN et al. (1989)

GCA: (AGC in French), general combining ability variance σ^2_g
 SCA: (ASC in French), specific combining ability, variance σ^2_c
 According to NGUYEN et al. (1989)

Au contraire, d'après cette étude, les perspectives d'amélioration restent encourageantes pour de nombreuses caractéristiques technologiques qui ont pourtant été travaillées depuis une assez longue période (pourcentage de fibre, ténacité de la fibre et résistance du fil) ou plus récemment prises en considération (finesse standard, maturité). Des observations non publiées ici indiquent que la variabilité reste également forte pour le nombre de branches végétatives, pour la pilosité et pour le taux de linter.

La bonne réponse aux interactions : méthodologie ou régionalisation ?

De nombreuses variables présentent une interaction forte entre génotype et milieu.

Pour certaines, le rendement, l'indice micronaire ou la maturité de la fibre, il s'agit certainement d'une interaction vraie au sens biologique. Chacune de ces variables est d'ailleurs l'expression de plusieurs autres plus simples et ces interactions sont attendues. Dans cette situation, le sélectionneur peut avoir une maîtrise de l'amélioration par la prise en compte de variables simples et mieux héritables, définies dans un idéotype régionalisé.

Pour d'autres variables, telles que la date de floraison, le poids moyen capsulaire, le poids de la graine, la résistance et la nepposité du fil, ce sont des différences méthodologiques qui peuvent être à l'origine de ces interactions et entraîner des inversions de classement (GSI) ou la majoration artificielle de certaines résiduelles (PMC, DIF, NEP, RKM, GSI). Pour certaines variables de terrain (PMC, DIF), on peut recenser trois sources potentielles d'hétérogénéité des variances résiduelles : différences entre les dispositifs, différences d'homogénéité entre les terrains, erreurs de mesure au champ (dénombrements) ou lors de la pesée. Les erreurs sur les mesures faites au laboratoire peuvent provenir de la méthode d'échantillonnage, parfois différente d'une station à l'autre ; elles peuvent aussi se produire lors du dénombrement (GSI). Enfin, dans le cas des variables de microfilature, les biais dus à la méthode d'échantillonnage peuvent être écartés puisque les variances résiduelles mesurées sur les caractéristiques de fibre sont normales. On peut donc attribuer les fortes

résiduelles à la méthode simplifiée utilisée pour 3 des 4 localités.

La généralisation de protocoles d'observation, précisément décrits et identiques pour tous les participants, diminuerait certainement le nombre de sources potentielles d'hétérogénéité. Elle devrait aussi faciliter l'interprétation des interactions et la comparaison des résultats entre les différentes localités du réseau d'expérimentation. Un document de ce type est en cours de réalisation au sein du réseau coton du CIRAD-CA. Il détaillera et commentera pour le sélectionneur les méthodes utilisées pour l'analyse ou l'observation des cotonniers.

Apport du dispositif diallèle

Lorsque on est en présence d'effets génétiques additifs et que la dépression de consanguinité est identique pour tous les parents, la corrélation entre aptitudes générales à la combinaison et valeurs propres des géniteurs est élevée. Dans cette situation, la valeur en croisement n'accroît guère la précision du jugement sur la valeur génétique d'un génotype.

En revanche, si certains génotypes sont soumis à une dépression de consanguinité plus intense que les autres ou si les effets additifs sont faibles, il devient intéressant de juger les géniteurs sur leurs performances en croisement, et non plus seulement sur leur valeur propre.

Ainsi, sur l'ensemble du dispositif multilocal, les 2/3 des variables étudiées présentent une forte corrélation ($> 0,90$) entre les aptitudes générales à la combinaison et les valeurs propres des parents. Pour les autres variables, la corrélation est médiocre à cause de l'existence d'une nette interaction entre effet génétique additif et localité (HTOT, PCG, RDT, PMC, CBV, MIM) ou en raison d'un effet d'hétérosis parental non négligeable (CBF, CPB, LID). C'est seulement dans cette dernière situation que le diallèle apporte une information indispensable au sélectionneur.

Le dispositif complet du diallèle (méthode I de Griffing) permet d'estimer avec précision les composantes généti-

ques et maternelles de la variance, dans le cas d'un modèle à effet aléatoire. Il sera utile aux études axées sur une meilleure connaissance du déterminisme génétique de la production, pour laquelle subsiste une importante réserve de variabilité génétique. Mais dans la plupart des cas, notamment lorsque le sélectionneur cherche à estimer la valeur en croisement d'un nombre limité de génotypes, ce dispositif peut être simplifié pour fournir une estimation plus précise des effets d'AGC.

- En réalisant de petits diallèles entre parents choisis en fonction de leur valeur propre, plutôt qu'un grand diallèle combinant peu de parents. Ainsi, un ensemble de 4 diallèles 4x4 représente le même nombre de combinaisons qu'un seul diallèle 8x8, mais utilise deux fois plus de géniteurs.

- En supprimant un sens de croisement (Griffing, méthode IV).

- En réalisant des diallèles incomplets ou partiels (KEMPTHORNE et CUMOW, 1961). Ce dispositif présente néanmoins l'inconvénient de ne pas supporter la moindre donnée manquante.

- En utilisant le top cross (MILLER et LEE, 1964) avec un nombre limité de géniteurs considérés comme des références agronomiques et apportant, par exemple, l'adaptation au milieu.

Apport du dispositif multilocal

Il existe trois possibilités.

Lorsque $h^2_{N3} = h^2_{N2}$, l'estimation de la valeur génétique d'un géniteur dans une localité donnée est équivalente à celle fournie par une autre localité.

C'est le cas d'une variable de production (CBF), de huit variables technologiques de la fibre (L25, L50, LUR, MHS, ST1, SE1, CRD et CPB), de la résistance et de l'uniformité du fil (RKM et UPC), et du pourcentage de fibre (RFR).

Cette expérimentation, conduite sous l'impulsion de l'IRCT, est originale par le nombre de localités participantes, par la diversité des variables étudiées (dont certaines ont un déterminisme génétique mal connu : la finesse standard, la maturité, la colorimétrie et les caractéristiques en filature) et par le modèle génétique utilisé.

Elle complète les travaux américains publiés par les équipes de BAKER et VERHALEN (1975) (deux années), MILLER et MARANI (1963) (deux localités), ou LEE *et al.* (1967) et GREEN et CULP (1990) (deux années et deux lieux).

Pour toutes ces variables, la valeur génétique d'un parent obtenu dans l'un des lieux présente une analogie importante avec celle fournie dans un autre lieu. Il est donc possible de comparer les aptitudes générales en combinaison de plusieurs géniteurs avec un pool de testeurs, même si les croisements ne sont pas réalisés et étudiés en un seul lieu. Mieux, la prise en compte des performances hors site d'un géniteur apporte une information sur sa valeur en croisement.

Lorsque $h^2_{N3} < h^2_{N2}$, l'estimation obtenue dans une localité donnée de la valeur génétique d'un géniteur pour cette même localité est meilleure que celle fournie par une autre localité.

Toutes les variables présentant une interaction entre effet génétique additif et localité sont concernées, i.e. une variable morphologique (HTOT), la précocité de floraison (DIF), trois variables de productivité (PCG, RDT, CBV), la maturité de fibre (MFM) et l'indice de fibre (LID).

Lorsque les effets génétiques additifs simples sont néanmoins largement supérieurs aux effets d'interaction (h^2_{N3} élevé), il est également possible de comparer les aptitudes générales à la combinaison obtenues dans deux lieux différents (HTOT, CBV, MFM).

Dans le cas contraire, un classement de génotypes sur leur valeur en croisement entre lieux différents est illégitime.

Si $h^2_{N3} = 0$, il n'y a aucun lien entre les valeurs génétiques estimées dans deux localités différentes. Tout jugement hors site tend à fausser l'estimation de la valeur d'un géniteur.

Cette catégorie regroupe les variables qui, dans notre étude, ne présentent aucun effet génétique additif ou un effet additif en interaction avec la localité : poids moyen capsulaire, indice micronaire, points fins et allongement du fil, poids de la graine et teneur en huile de la graine.

Conclusion

On a déjà présenté et discuté les principaux résultats de l'expérience. Or, ceux-ci conduisent à s'interroger sur l'origine des interactions relevées entre effets génétiques et milieux. Peut-on, grâce à une démarche plus explicative, hiérarchiser l'importance des facteurs culturels qui sont à l'origine de ces interactions ? La réponse aiderait le sélectionneur à tirer profit de cette part de la variance génétique, le plus souvent inexploitée, en définissant l'itinéraire technique le mieux adapté à ses objectifs de sélection.

La richesse des informations fournies illustre bien l'intérêt d'une coopération scientifique à vocation régionale, en particulier lorsque les compétences sont dispersées et isolées. Elle met en valeur le gain qu'on peut attendre de l'exploitation des synergies entre équipes complémentaires et solidaires.

Enfin, il faut relativiser l'étendue des conclusions de cette expérience en considérant qu'en réponse à une évo-

lution du marché mondial de la fibre de coton, de nouveaux programmes de sélection ont abouti à la création de variétés de longueur de soie supérieure à 1'1/8. La variabilité génétique travaillée au sein du réseau africain de l'IRCT s'est donc accrue et cette étude gagnerait à être complétée par une autre expérimentation du même type ayant pour cible ce nouveau matériel génétique.

Remerciements

Nos remerciements s'adressent à :

- K. Messou, de l'IDESSA (Côte-d'Ivoire) pour les dosages de l'huile dans la graine ;
- C. Cilas, biométricien au CIRAD-CP ;
- C. Foucher, informaticien au CIRAD.

Nous remercions aussi les personnalités scientifiques qui nous ont guidés dans l'analyse des résultats et sans

l'aide desquelles ce travail n'aurait pu être conduit à terme :

- Dr M. Lefort-Buson, Directeur de recherches à l'Institut national de la recherche agronomique ;
- Pr A. Gallais, Directeur du CEBA du Moulon.

Bibliographie

- ANDERSON R. L., BANCROFT T. A., 1952.- Statistical theory in research. *McGraw-Hill Book Co., New-York*.
- BAKER J. L., VERHALEN L. M., 1975.- Heterosis and combining ability for several agronomic and fibre components among selected lines of upland cotton. *Cott. Grow. Rev.*, 52, 209-273.
- CATELAND B., SCHWENDIMAN J., 1976. - Croisement diallele entre les variétés de cotonniers américains ou africains. Comportement de 6 caractéristiques de la fibre, approche des structures génétiques et implications possibles pour l'amélioration. *Coton Fibres Trop.*, 31, 3, 349-368.
- CHANELME J. L., LANÇON J., KLASSOU C., 1988.- IRMA 1243, une nouvelle variété de cotonnier sélectionnée au Cameroun. *Coton Fibres Trop.*, 43, 119-122.
- FALCONER D. S., 1974.- Introduction à la génétique quantitative. *Masson, Paris*, 284 p.
- GARDNER C. O., EBERHART S. A., 1966.- Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 22, 439-452.
- GOEBEL S., HAU B., SCHWENDIMAN J., 1979.- L'amélioration du cotonnier en Côte-d'Ivoire par sélection massale pédigrée. *Coton Fibres Trop.*, 34, 215-228.
- GREEN C. C., CULP T. W., 1990.- Simultaneous improvement of yield, fiber quality and yarn strength in upland cotton (*Gossypium hirsutum L.*). *Crop Sci.*, 30, 66-69.
- GRIFFING B., 1956.- Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.*, 9, 463-493.
- HAU B., 1988.- Histoire de la sélection du cotonnier en Côte-d'Ivoire. *Coton Fibres Trop.*, 43, 177-204.
- HAU B., MERDINOGLU D., 1982.- Etude de huit lignées de *Gossypium hirsutum* dans un croisement diallele. *Coton Fibres Trop.*, 37, 365-378.
- KEARNEY P. A., 1975.- Linear models for least square analysis of combination, differential and reflexive effects in simple diallel plans. *Ir. J. Agric. Res.*, 14, 321-336.
- KEMPTHORNE O., CURNOW R. N., 1961.- The partial diallel cross. *Biometrics*, 17, June, 229-250.
- LANÇON J., 1987.- Behaviour of sixteen agronomic traits and fibre properties in two diallel crosses involving African and American varieties of upland cotton (*Gossypium hirsutum L.*). *Coton Fibres Trop.*, 42, 255-262.
- LANÇON J., CHANELME J. L., KLASSOU C., 1990.- Bilan du progrès génétique réalisé par la recherche

- cotonnière au Nord Cameroun de 1960 à 1988. *Coton Fibres Trop.*, 45, 2, 145-167.
- LANÇON J., BACHELIER B., CHANSELME J.-L., DESSAUW D., KLASSOU C., N'GUESSAN E., NGUYEN T.B., OUSMANE E., 1992 et 1993.- Etude multilocale d'un diallèle à quatre géniteurs d'élite sélectionnés au sein du réseau coton africain. I.- Variabilité des localités. *Coton Fibres Trop.*, 47, 4, 251-263.
II.- Variabilité des parents. *Coton Fibres Trop.*, 47, 4, 265-276.
IV.- Hétérosis et homéostasie. *Coton Fibres Trop.*, 48, 1, 17-39.
- LANÇON J., GOZÉ E., HAU B., BACHELIER B., CHANSELME J.-L., DESSAUW D., KLASSOU C., N'GUESSAN E., NGUYEN T.B., OUSMANE E., 1993.- Etude multilocale d'un diallèle à 4 géniteurs d'élite sélectionnés au sein du réseau coton africain. III.-Corrélations entre variables. *Coton Fibres Trop.*, 48, 1, 5-15.
- LEE J. A., MILLER P. A., RAWLINGS J. O., 1967.- Interaction of combining ability effects with environments in diallel crosses of upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Crop Sci.*, 7, 477-481.
- LEFORT P. L., SCHWENDIMAN J., 1974.- Etude d'un matériel d'origine triple hybride *Gossypium hirsutum* x *G. arboreum* x *G. raimondii*.
I- Application de l'analyse multivariable à la description des lignées de base. *Coton Fibres Trop.*, 29, 405-413.
II- Hétérosis, inbreeding et aptitudes à la combinaison. *Coton Fibres Trop.*, 29, 405-413.
III- Epistasie, hérédité des principales caractéristiques utiles. Conclusions générales. *Coton Fibres Trop.*, 29, 415-435.
- MARANI A., 1967.- Heterosis and combining ability in intraspecific and interspecific crosses of cotton. *Crop Sci.*, 7, 519-522.
- MILLER P. A., LEE J. A., 1964.- Heterosis and combining ability in varietal top crosses of upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.*, 4, 646-649.
- MILLER P. A., MARANI A., 1963.- Heterosis and combining ability in diallel crosses of upland cotton, *G. hirsutum* L. *Crop Sci.*, 3, 441-444.
- NGUYEN B., N'GUESSAN E., HAU B., 1989.- Etude des croisements diallèles effectués en Côte-d'Ivoire. 1^{re} Conférence de la recherche cotonnière africaine, Lomé, 31 janvier - 2 février 1989, Lomé, Togo, tome 1, 93-106, CIRAD - IRCT, Montpellier, France.
- ROUX J. B., 1977.- Travaux récents de sélection cotonnière réalisés par l'IRCT en coopération avec les organismes de recherche de divers pays. 2^e séminaire cotonnier d'Alep (Syrie), 29 septembre - 7 octobre 1977, 10 p.
- SATTERTHWAITE F. E., 1946.- An approximate distribution of estimates of variance components. *Biometrics Bulletin*, 2, 110-114.
- WHITE T. G., RICHMOND T. R., 1963.- Heterosis and combining ability in top and diallel crosses among primitive, foreign and cultivated American Upland Cotton. *Crop Sci.*, 3, 1, 58-63.
- WORLEY S. Jr, RAMEY H. H., HARRELL D. C., CULP T. W., 1976.- Ontogenic model of cotton yield. *Crop Sci.*, 16, 30-34.

Multi-site trial of a diallel with four elite parents bred within the cotton research African network V - Genetic effects

J. Lançon, E. Gozé, G. Gawrysiak, B. Hau, B. Bachelier, J.-L. Chanselme,
D. Dessauw, C. Klassou, E. N'Guessan, T.B. Nguyen, E. Ousmane

Abstract

A diallel including 4 parents and their 12 hybrids was studied simultaneously in Cameroon, Côte d'Ivoire, Chad and Togo, at 4 research stations in the CIRAD-CA (ex-IRCT) African cotton research network. The parents were assumed to be representative of a population of elite parents in the network, belonging to the range of varieties with medium length fibres. The analysis of variance on combining abilities was therefore carried out using the Griffing III method, based on a model with random effects that enables an estimate of the variance of simple genetic effects or those due to an interaction with the environment. Twenty-eight characteristics were studied: 7 concern agronomy, 10 the fibre, 7 the yarn and 4 the seeds.

The analysis of combining ability showed that generally speaking, the variability of the characteristics studied was significant. Furthermore, simple genetic effects, particularly general combining ability (GCA) were predominant, except for yield and its components. Specific combining ability was equivalent to GCA for fibre length and seed weight. Maternal effects can be considered negligible.

The correlations between intrinsic value and general combining

ability are very often strong for variables describing quality. They are weaker for more complex variables such as yield. The heritability of size, flowering earliness and the number of bolls on the vegetative branches is quite high. This is also the case for most fibre characteristics (uniformity, fineness, maturity and strength), yarn strength, fibre percentage and seed weight.

In numerous cases (flowering earliness, fruit-bearing branch production and fibre length, strength, elongation, colorimetry and fineness), the estimation of genetic variance warrants an evaluation of the performance of a parental genotype at a single site and extrapolation of the conclusions to other sites. This procedure cannot be applied to boll weight, seed weight and oil content.

Lastly, this article shows the merits of the diallel analysis model. For each of the variables taken into account, it attempts to reach a conclusion as to the genetic variability of the sample population and to the ways of dealing with the effects of genotype x environment interaction. Breeders will be able to appreciate the value of the diallel design and the contribution of the multi-site structure.

KEYWORDS: *Gossypium hirsutum*, genetic effects, genotype x environment interactions, heritability, combining ability, maternal effect, random model, Cameroon, Côte d'Ivoire, Chad, Togo.

Introduction

The efforts of breeding teams working within the IRCT¹ African network over the past fifty years or so have been rewarded with many successes. Each new variety represents a genetic improvement on its predecessor (HAU, 1988; LANÇON *et al.*, 1990). These successes were built on the use of genetic material of African origin; material from elsewhere, particularly American, often proves ill adapted and difficult to use. On the other hand, there are now fears of a relative erosion of the genetic material studied within the network made up by these research stations.

At the same time, the increase in exchanges between scientists working in West and central Africa has opened the way for a coordinated varietal creation policy, and setting up a regional programme requires results explaining the effects of genotype x environment interactions.

An international trial was therefore carried out in 1987 and 1988 with the dual aim of increasing knowledge of the genetic material used within the network and of furthering the debate on the strategy for its use.

NB: IRCT, IRAT and the IRHO annual oil crops programme were merged on 1st July 1992 under the name of CIRAD-CA (annual crops department of the Centre for International Cooperation in Development-Oriented Agricultural Research).

The breeding teams at IRA in Cameroon (agricultural research institute), IDESSA in Côte d'Ivoire (savannahs institute) and IRCT in Chad and Togo built up and set up an 8x8 diallel in each of the 4 participating countries.

Using the 4 parents, chosen jointly, the effects of genotype x environment interactions were taken into account, which is the novelty of this experimental design.

Material and methods

The experimental design, the participating sites, the variables studied and the parental material have been described in previous parts of this article (LANÇON *et al.*, 1992 and 1993). We shall briefly recall the points relevant to this last part.

Experimental design

An 8x8 diallel has been set up at research centres belonging to the 4 participating countries (Maroua in Cameroon, Bouaké in Côte d'Ivoire, Bébédjia in Chad, Anié-Mono in Togo). It includes 4 common parents, each chosen by one of the countries, and 4 parents specific to each country.

From the 8x8 diallels, the 4x4 diallel between the common parents, replicated at all 4 sites, is set aside. The genetic material studied therefore comprises 4 parents, whose origins are briefly recalled in table 1, and their 12 hybrids, i.e. a set of 16 genotypes.

It is assumed that:

- the parents were taken from an elite parent population with medium fibre length; these parents are available to breeders in the IRCT network in West and Central Africa.
- the stations are representative of the research stations in the network as a whole.

Limited resources prevented the use of more parents replicated at all four sites. As a result, the conclusions reached sometimes have to be moderated, given that the small number and quality of the genotypes chosen means that they are almost undoubtedly a biased sample of the elite parent population used by the IRCT network.

Variables studied

This analysis only covers the variables taken into account at all the sites.

Agronomic variables:

- CBF, number of bolls harvested from the fruit-bearing branches of a plant
- CBV, number of bolls harvested from the vegetative branches of a plant
- CTOT = CBF + CBV
- DIF (days after emergence), time to first flower
- HTOT (cm), total height of a plant
- PCG (g), seed-cotton production per plant
- PMC (g), mean boll weight
- RDT (g/m²), mean cotton-seed yield.

Technological fibre variables:

- CPB, yellow index
- CRD (%), reflectance
- L25 (mm), 2.5% span length
- L50 (mm), 50% span length
- LUR (%), uniformity
- MFM (%), percentage of mature fibres
- MHS (mtex), standard fineness
- MIM, micronaire index
- SEl (%), elongation
- STl (g/tex), stelometric strength.

Technological yarn variables:

- DAL (%), elongation to break point
- FIN, number of fine points on 1000 m of yarn (Uster)
- GRD, grade
- GRO, number of thick points on 1000 m of yarn (Uster)
- NEP, number of neps on 1000 m of yarn (Uster)
- RKM (km), kilometric resistance
- UPC (%), yarn regularity.

Technological seed variables:

- GHL (%), oil content of delinted, dehydrated seeds
- GSI (g/100), weight of 100 undelinted seeds
- LID (g/100), lint index or weight of fibre per 100 seeds
- RFR (%), ginning yield.

Methodology

Analysis model

The analysis model chosen is a random effect model, since the parents in the sub-diallel are assumed to be representative of a population of «elite parents from French-speaking West and central Africa».

The genetic model used to analyze the results of the between-station diallel is that described by GRIFFING (1956), under the name method III. The table of data taken into account to calculate genetic effects covers all the crosses and the reciprocals, excluding the selfing diagonal.

This model is equivalent to the one applied by MILLER and MARANI (1963), LEE *et al.* (1967) and BAKER and VERHALEN (1975) (Griffing IV), but differs from the one chosen by GREEN and CULP (1990) (Kearney, 1975 method II) and, even more so, by WHITE and RICHMOND (1963), LANÇON (1987) and those described by NGUYEN *et al.* (1989) (Griffing I or II).

The equation for the model is:

$$X_{ijk} = g_i + g_j + m_i - m_j + s_{ij} + r_{ij} + b_k + e_{ijk}$$

where:

X = the variable considered

i = the number of the mother

j = the number of the father

k = the number of the block

g = general combining ability

s = specific combining ability

m = the general maternal effect

r = the specific maternal effect

b = the block effect

e = the residual error

and the constraints:

$$\sum_i g_i = \sum_i m_i = 0$$

$$\forall_i, \forall_j, s_{ij} = s_{ji} \text{ and } r_{ij} = -r_{ji}$$

$$\forall_i, \sum_j s_{ij} = \sum_j r_{ij} = 0$$

Statistical method

The method used is that described by GRIFFING (1956), taken up by KEARNEY (1975). It covers all the F1 crosses, including reciprocal crosses, except for the diagonal. The software used was developed by Foucher (CIRAD) and Cilas (IRCC-CIRAD). The parents are studied separately (LANÇON *et al.*, 1992).

An F1 analysis makes it possible to calculate:

- the extent of each of the genetic effects and an estimate of their variance
- the variance of dominance and additivity, which will be used to estimate the different heritability levels for use by breeders
- the correlation between maternal value and general combining ability
- the correlation between intrinsic value and general combining ability.

The expected mean squares for a random effect model were described by KEARNEY (1975). We determined the expected mean squares in the case of a diallel replicated at several sites (considered as random) with several replicates at each site (the blocks being considered fixed) (table 2). This was done by analogy with the expectations for a random effect factorial trial, using the method proposed by ANDERSON and BANCROFT (1952).

The mean squares of the genetic effects are compared, using the F test, to a mean square or to a linear combination of mean squares (SATTERTHWAITE, 1946), for which the expectation differs only by the absence of the genetic effect to be tested.

The variances of the genetic effects whose mean squares are significant are estimated, along with those whose mean squares are high in relation to the residual mean square, given that overlooking them could bias the estimation of other variances.

According to MALECOT (1948), GRIFFING (1956) and KEARNEY (1975), overlooking the terms of interaction between additivity or dominance effects (epistasis), the following formulae can be proposed for a single site:

$$\text{Cov}(X_{ijk}, X_{ijk'}) = 2(\sigma^2g + \sigma^2m) + \sigma^2s + \sigma^2r = \text{Cov FS}_1$$

(Covariance between full-sibs from the same father and same mother)

$$\text{Cov}(X_{ijk}, X_{jik'}) = 2(\sigma^2g + \sigma^2m) = \text{Cov FS}_2$$

(Covariance between reciprocal full-sibs)

$$\text{Cov}(X_{ijk}, X_{ijk'}) = \text{Cov}(X_{ijk}, X_{jik'}) = \sigma^2g + \sigma^2m = \text{Cov HS}_1$$

(Covariance between half-sibs, from the same father or same mother)

$$\text{Cov}(X_{ij}, X_{ji'}) = \text{Cov}(X_{ijk}, X_{jik'}) = \sigma^2g = \text{Cov HS}_2$$

(Covariance between reciprocal half-sibs)

By definition, the maternal and genetic additivity variances σ^2A et σ^2Am and the maternal and genetic dominance variances σ^2D et σ^2Dm are such that:

$$\text{Cov FS}_1 = \sigma^2A + \sigma^2D + \sigma^2Am + \sigma^2Dm$$

$$\text{Cov FS}_2 = \sigma^2A + \sigma^2D$$

$$\text{Cov HS}_1 = 1/2(\sigma^2A + \sigma^2Am)$$

$$\text{Cov HS}_2 = 1/2\sigma^2A$$

The broad sense additive and dominance variances, including maternal effects, can thus be defined:

$$\sigma^2Ad = \sigma^2A + \sigma^2m \quad (\text{additive variance})$$

$$\sigma^2Do = \sigma^2D + \sigma^2Dm \quad (\text{dominance variance})$$

Taking only direct, non-reciprocal sibs, the following covariances can be rewritten.

In Griffing's model, provided $\text{Cov}(g, m)$ and $\text{Cov}(r, c)$ are nil:

$$\text{CovFS} = \text{Cov}(X_{ijk}, X_{ijk'}) = 2(\sigma^2g + \sigma^2m) + \sigma^2s + \sigma^2r$$

$$\text{CovHS} = \text{Cov}(X_{ijk}, X_{jik'}) = \sigma^2g + \sigma^2m$$

hence

$$\sigma^2Ad = 2(\sigma^2g + \sigma^2m)$$

$$\sigma^2Do = \sigma^2s + \sigma^2r$$

$$\sigma^2P = \sigma^2Ad + \sigma^2Do + \sigma^2E$$

where:

σ^2P , phenotypic variance

σ^2E , environmental variance.

i.e.:

- for the plot

$$\sigma^2E_p = \sigma^2e$$

$$\sigma^2Ad_p = 2(\sigma^2g + \sigma^2m + \sigma^2gl + \sigma^2ml)$$

$$\sigma^2Do_p = \sigma^2s + \sigma^2r + \sigma^2sl + \sigma^2rl$$

- for the site

$$\sigma^2E_d = \sigma^2e/R$$

$$\sigma^2Ad_d = \sigma^2Ad_p$$

$$\sigma^2Do_d = \sigma^2Do_p$$

- at multi-site level

$$\sigma^2 E_m = \sigma^2 e / RL$$

$$\sigma^2 Ad_m = 2 (\sigma^2 g + \sigma^2 m + \sigma^2 gl/L + \sigma^2 ml/L)$$

$$\sigma^2 Do_m = \sigma^2 c + \sigma^2 r + \sigma^2 cl/L + \sigma^2 rl/L$$

Referring to the above equations, several strict sense heritability levels can therefore be defined: $h^2 = \sigma^2 A / \sigma^2 P$

Case 1, selection based on the result of one plot for one site:

$$h^2_{N1} = 2(\sigma^2 g + \sigma^2 gl) / (\sigma^2 Ad_d + \sigma^2 Do_d + \sigma^2 E_p)$$

Case 2, selection based on the mean of the plot results in an experimental design for the site:

$$h^2_{N2} = 2(\sigma^2 g + \sigma^2 gl) / (\sigma^2 Ad_d + \sigma^2 Do_d + \sigma^2 E_d)$$

Case 3, selection based on the mean result at one site (design) for all the sites or one of the other sites:

$$h^2_{N3} = (2 \sigma^2 g) / (\sigma^2 Ad_p + \sigma^2 Do_p + \sigma^2 E_d)$$

Case 4, selection based on the mean of the results of a set of sites for this set of sites:

$$h^2_{N4} = 2(\sigma^2 g + \sigma^2 gl/L) / (\sigma^2 Ad_m + \sigma^2 Do_m + \sigma^2 E_m)$$

Case 5, selection based on the mean of the results of a set of sites for one of the sites:

$$h^2_{N5} = (2 \sigma^2 g) / (\sigma^2 Ad_m + \sigma^2 Do_m + \sigma^2 E_m)$$

In the absence of an interaction, this gives:

$$h^2_{N5} = h^2_{N4} > h^2_{N3} = h^2_{N2} > h^2_{N1}$$

With interactions and simple effects:

$$h^2_{N2} > h^2_{N3} \text{ et } h^2_{N4} > h^2_{N5} > h^2_{N1}$$

With interactions, without simple effects:

$$h^2_{N2} = h^2_{N4} > h^2_{N1} \text{ et } h^2_{N5} = h^2_{N3} = 0$$

Results

Genetic variability and combining abilities (tables 3 to 6)

The characteristics studied can be classified in three groups, according to the relative importance of the principal effects and interaction effects.

• **If simple effects predominate**, a further two situations can be identified.

General combining ability dominates. This category includes size (HTOT) and the number of bolls on each type of branch (CBV, CBF).

Most technological fibre characteristics, uniformity (LUR), maturity and fineness (MFM, MHS), strength, elongation (ST1, SE1) and colour (CRD, CPB) also belong to this category.

Lastly, it also includes fibre percentage (RFR).

The data gathered at certain sites show that the number of vegetative branches, hairiness, boll density on fruit-bearing branches and seed lint content also belong to this category.

General and specific abilities are of equal importance for the two length parameters (L25 and L50).

Amongst the variables described by authors reporting on similar experiments (GREEN and CULP, 1990; BAKER and VERHALEN, 1975; LEE *et al.*, 1967; MILLER and MARANI, 1963), some more frequently fit into this category: boll weight, fibre percentage, length parameters, strength and fibre elongation.

• **If the interaction between genetic effects and the environment dominates**, there are two possible situations.

GCA x site dominates: this is the case for the date of the first flower (DIF), yield per area unit (RDT), mean boll weight (PMC) and micronaire index (MIM).

GCA x site SCA x site are of equal importance: of the variables studied, only lint index (LID) fits into this category.

• **No genetic effect is detected.** Seed-cotton production per plant (PCG), seed oil content (GHL) and all the yarn variables (RKM, DAL, FIN, GRO, NEP, UPC, GRD) fit into this category.

This reveals all the variables whose genetic variability may have been underestimated due to an unfortunate choice of parents in the original population or masked by much more significant environmental variability. Correcting production per plant by the spacing (RDT variable) tends to slightly increase the hereditary proportion of the variance.

The considerable impact of the environment on yield elaboration is well known to all breeders. When it is expressed by a set of genotype x environment interactions (table 3), production can be improved genetically in a given environment, but on the other hand, breeding for a set of dissimilar sites will be ineffective. The results described by LEE *et al.* (1967) or by BAKER and VERHALEN (1975) go along with this, whilst those reported by MILLER and MARANI (1963) and by GREEN and CULP (1990) moderate the importance of the interactions between genetic and environmental effects.

The genotype x environment interaction is taken into account late on in the varietal creation process, in multi-site trials which generally involve a small number of genotypes. To improve the production of the varieties obtained, breeders therefore have to intervene earlier on, either by testing a larger number of genotypes under a range of soil and climatic conditions or by identifying morphological or agronomic components that are both variable and linked to yield elaboration and structuring (WORLEY *et al.*, 1976; HAU, 1988).

Generally speaking, the total number of bolls on a plant is the main yield component (WORLEY *et al.*, 1976). This total is reached by adding two variables (CBF and CBV), whose heredity seems to be determined more simply (table 3). Results not quoted have also shown that it can be improved by working on either the number of vegetative branches or on the mean number of bolls on each fruit-bearing branch.

Mean boll weight is the second direct yield component. Although the mean deviations between parents are quite high, its genetic variance is low and it is mainly linked to a genotype x environment interaction (table 3). This result is refuted by MILLER and MARANI (1963) and by LEE *et al.* (1967). It can be assumed that introducing observations on 3 other variables (PCG, CBV, CBF), the method used to estimate PMC results in multiplicative errors. The share of simple genetic effect variance in total variance was therefore very probably underestimated by the analysis.

Amongst the technological fibre, yarn and seed characteristics (tables 4 to 6), genetic variability is very high for fibre percentage and standard fineness. Until now, this last parameter has been less systematically taken into account by breeders. There is less variability for 50% S.L., elongation and colorimetry parameters, lint index and seed weight. Apart from the micronaire index and seed weight, most of the characteristics (uniformity, fineness and resistance) have additive heredity which interacts slightly with the environment. However, there is also a fair dominance effect (around 40% of genetic variance) for the two length parameters. It is reasonable to think (FALCONER, 1974) that dominance variance has become easier to detect due to the increase in the frequency of dominant genes in this selected, limited variability population.

Bibliographical references concerning yarn characteristics (table 5) are few and far between: GREEN and CULP (1990) found that yarn strength shows dominant simple GCA. In our study, the very high variability - higher than would usually be accepted - of the data gathered in Cameroon and Chad led to a sharp increase in residual variance, which in turn resulted in the underestimation of the different genetic effects. However, in view of the rarity of yarn studies, we decided to continue an analysis of these characteristics.

The seed weight results (table 6) are unexpected. Despite the considerable variability of the parental population, genetic variance is low and interacts very strongly with the environment, whereas experience has shown that the genetic nature of this character is simple and highly additive. However, the small differences between the parents may explain the absence of significant genetic effects on the determinism of seed oil content.

On the whole, all these results tally with those obtained in numerous studies of cotton crossing performance.

The various criteria studied can be classified according to the relative importance of general combining ability variance as a simple effect or in interaction.

The variance of general combining ability is much higher than that of other effects for size (HTOT), flowering precocity, (DIF), mean boll weight (PMC), production (RDT, CBV), fibre uniformity (LUR), maturity or fineness (MFM, MHS), strength or elongation (ST1, SE1), colour (CRD, CPB) and fibre percentage (RFR).

The variance of general combining ability is equivalent to the variance of specific combining ability for length (L25, L50) and seed size (GSI).

The variance of general combining ability is less than that of specific combining ability for lint index (LID) and than those due to reciprocity effects for fruit-bearing branch production (CBF).

Maternal or reciprocity effects (tables 3 to 6)

Maternal effects act as simple effects for 4 of the 28 variables analyzed, but never reach the significance threshold.

The interactions involving maternal effects are less important than those between genetic effects and sites. However, they are seen for 3 agronomic or morphological variables (DIF, PMC, CBV) and 3 seed characteristics (RFR, GSI, LID). Incomplete data suggest that this may also be the case for the number of vegetative branches and kernel percentage.

When the maternal effect concerns the seed, this cannot be put down to the feeding role played by the mother bearing the embryo. In fact, the measurements were made on F1 generation seeds and not on seeds from the female parent. In this case, therefore, the maternal effect would seem to be cytoplasmic.

Generally speaking, the share of these effects in overall genetic variance is small compared to other effects. As long as the genetic variability of nuclear origin remains high, cytoplasmic type effects can be considered negligible: crossing direction is therefore of no importance.

Correlations between the intrinsic value and combining ability of the parental lines (tables 3 to 6)

The correlations between the intrinsic values of the parents and their combining ability, estimated for all the sites as a whole, are moderate or weak when genetic variance is low (production or fibre colour) or when the interactions between genetic effects and localities are strong (micronaire index).

The following four groups of variables can be drawn up, according to the degree of correlation:

- the correlation is very strong (> 0.95) for CST, L25, LUR, MHS, ST1, SE1, RKM, NEP and GSI;
- the correlation is strong (> 0.85) for HTOT, DIF, CBV, L50, MFM, CRD, RFR, GROS, UPC, GRD, LID and GHL;
- the correlation is moderate (> 0.75) for CBF;
- the correlation is weak for PCG, RDT, PMC, MIM, CPB, DAL and FIN.

In most cases, when additive type effects are significant, the diallel test or any other test enabling an estimation of combining ability can therefore provide some increase in precision as regards the genetic combining ability of parents. Conversely, the choice of parents should take account of the intrinsic value of the parent.

Heritabilities (tables 7 to 10)

For each of the characteristics studied, the information on the genetic structure of variability can be shown synthetically by several heritability parameters using the calculation quoted in the section on «material and methods».

h^2_{N1} , h^2_{N2} and h^2_{N4} define the fraction of the variability of a plot, site or set of sites respectively that can be transmitted from one generation to another. In other words, the heritability parameters convey the importance of additive type genetic effects in the development of a phenotype that can be described from observations in a plot, in a complete block design (a site) or in a multi-site structure. h^2_{N1} and h^2_{N2} are generally considered to be heritability in the strict sense (if the parents are assumed to be consanguineous and in the absence of epistasis).

In short, the variables studied can be classed as follows in groups of moderate, increasing heritability at plot level.

$h^2_{N1} > 0.50$, two technological variables, fineness and fibre percentage (MHS and RFR) are classed as highly heritable. Incomplete results suggest that this is also the case for the number of vegetative branches, hairiness, Pressley index and lint index.

$h^2_{N1} > 0.25$, a morphological variable, size (HTOT), precocity (DIF), a yield component (CBV) and several technological variables: fibre uniformity, maturity and

strength, yarn strength and seed size (LUR, MIM, MFM, ST1, RKM and GSI) are moderately heritable.

$h^2_{N1} > 0.10$, heritability at plot level can be considered relatively low for yield and mean boll weight (RDT, PMC) or for fibre length and colour (L25, L50, CRD, CPB), the number of neps, grade and yarn uniformity (NEP, GRD, UPC), lint index and seed oil content (LID and GHL). Heritability at plot level can be considered low.

$h^2_{N1} < 0.10$, the heritability of total production of a plant (PCG), that of fruit-bearing branches (CBF), fibre and yarn elongation and yarn regularity (SE1, DAL, FIN et GRO) is virtually nil.

It is worth noting that taking account of the mean values for the trial improves heritability ($h^2_{N2} > h^2_{N1}$), with no notable change in the relative classification of the variables.

The multi-site structure ensures increased precision, particularly if the residual variance is high in relation to the genetic variance, and the latter is dominated by additivity, i.e. there is no interaction with the site. This is the case with elongation, yellow index and most yarn characteristics. Low genetic variability can thus be compensated for by increasing the number of observations.

On the other hand, when additive effects interact strongly with the site, the heritabilities calculated for one site or for the set of sites will be roughly the same.

With h^2_{N3} , the variability explored is much more vast than in the above cases, since it includes the genetic effect x environment interaction. This heritability (with the same hypotheses as above) defines the fraction of variability transmissible from one generation to another and from a given site to the set of sites. It determines whether it is reasonable to validate a genetic value assessed at one site for the set of sites.

For the variables with a high share of additive variance interacting with the site, this heritability parameter is low: production variables (PCG, RDT, PMC) or certain technological variables (MIM, NEP, GRD, GSI and GHL).

h^2_{N5} answers the opposite question to the above: at a specific site, can one accept a judgement on the genetic value of an individual (in this case its general combining ability) obtained from a set of sites?

As in the above case, the variables with a high share of additive variance interacting with the site are penalized. In certain cases, very low (PCG, RDT and GHL) or even nil heritability values can be obtained (PMC, MIM and GSI). In this case, it is not a good idea to increase the number of observations carried out outside the site to estimate the combining ability of an individual.

For the other variables, the precision of the estimate of genetic value is improved compared to only taking account of observations carried out at the site. The multi-site structure provides additional usable information.

The variables presented can be split into several groups based on the values ascribed to them for the second type of heritability (h^2_{N3} and h^2_{N5}):

- very high for certain technological variables (LUR, MFM, MHS, CPB, RKM and RFR);
- high for certain morphological (HTOT), production (CBV and CBF) or technological variables (SE1, CRD, UPC and LID);
- moderate for earliness (DIF) or technological variables (L25, L50, GRO, NEP, GRD);
- low for production (PCG and RDT) or technological variables (FIN and GHL);
- nil for production (PMC) or technological variables (MIM, DAL and GSI).

The graph showing progeny regression (mean for two reciprocal crosses) in relation to the average parent (figs. 1 to 14) constitutes an approximation of strict sense heritability (additive model) which provides information complementing that provided by the estimate of variances.

This approach provides overall information for the design as a whole, comparable to h^2_{N4} . Hence the gradient of the regression curve indicates heritability when considered for the design as a whole:

- when the gradient is around 1, this heritability is high. This is the case for fibre percentage, fibre strength, maturity and fineness and yarn strength, neppiness, uniformity and number of thick points;

- the more the gradient differs from 1, the lower the heritability. Plant size and production, 2.5% S.L., seed size, seed oil content and lint index fit into this category.

In general, the conclusions drawn from the graphical analysis tally with those deduced from a calculation of genetic variances. Where there are differences, these can generally be put down to either imprecision when estimating genetic variances or to excessive residual variance. Hence the size variable (HTOT) is classed as not very heritable according to the gradient of the regression curve, but highly heritable according to the calculation of genetic variances. In this case, it is likely that the low variability of the parents is the cause of this difference.

The distance between the regression curve and a curve with a gradient of 1 indicates the existence and extent of mean heterosis for the characteristic considered. This confirms, by a different approach, the results obtained by LANÇON *et al.* (1992 and 1993): heterosis is high for size at the time of harvesting, production, fibre length and, to a lesser extent, for seed oil content.

Lastly, the distribution of points around the regression curve shows the extent of specific heterosis effects or specific combining ability.

Discussion

The choice of model for analyzing genetic effects

The models that can be used to analyze specific combining effects can be classed in three categories according to the way in which they deal with of the results of the selfing diagonal.

Griffing, method III or IV: the diagonal is excluded from the estimate and from the analysis of combining abilities. The data relating to the parents can be used to analyze heterosis (GARDNER and EBERHART, 1966) and homeostasis.

Griffing, method I or II: the diagonal is included for the estimate and analysis of combining abilities. Although homozygous, the parental genotypes are considered genetically equivalent to heterozygous hybrids in the model.

Kearney, method I or II: the diagonal is included; it is not involved in the estimate of specific combining abilities, but slightly modifies both the estimate of general combining abilities, by affecting the overall mean, and that of residual variance.

In these last two models, totally (Griffing I) or partially (Kearney I) taking account of parent performance in the estimate of combining abilities modifies its expression, all the more so if heterosis is significant and the number of parents is smaller.

Hence, if one ignores the effects of reciprocity and only considers the intrinsic value of a heterozygous genotype:

$$Y_{ij} = \alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij}$$

α , general combining ability (GCA)

β , specific combining ability (SCA)

If there is no inbreeding effect, $\beta_{ii} = 0$ and $Y_{ii} = 2\alpha_i$

If there is depression due to inbreeding, $\beta_{ii} < 0$ and $Y_{ii} < 2\alpha_i$

On a biological level, it is more realistic to calculate the value of α_i when allele i is in the presence of allele j , i.e. when in the heterozygous state, in «combination» with another allele, rather than in the homozygous state, opposite itself. In fact, if the mean heterosis and parental heterosis are nil, i.e. if the homozygous state has no depressive effect

on either the set of parents as a whole or on any one parent, the estimate of a_i will be identical and the mean square corresponding to GCA will not be modified by taking account of the diagonal. On the other hand, if either the mean heterosis or parental heterosis can be detected, the mean squares of both GCA and SCA will be significantly modified. Lastly, the final criticism against including the selfing diagonal in the model is that the estimate of the correlation between the intrinsic value of a parent and its general combining ability is slightly overestimated because this intrinsic value is also taken into account when calculating combining ability.

The results of previous experiments, referred to below, were therefore reconsidered in this light.

Genetic effects

The conclusions generally tally closely with what was already known from experience or from previous experiments (LANÇON, 1987; CATELAND and SCHWENDIMAN, 1976; LEFORT and SCHWENDIMAN, 1974; HAU and MERDINOGLU, 1982; NGUYEN *et al.*, 1989) on the genetic determinism of the variables studied. Taking account of the reserves expressed above regarding interpretation, the results could be compared with those obtained during previous studies (table 11).

Genetic variability

A small number of variables showed heritability judged as low based on the usual results and, consequently, symptomatic of curtailed genetic variability. This is the case with two yield components (mean boll weight and number of bolls on fruit-bearing branches) and several technological variables of the fibre (2.5 and 50% S.L., elongation and colorimetry), yarn (neppiness, fine and thick points) and seeds (oil content).

As regards length, this result is not surprising since the initial population was limited to medium length genotypes. It does not, therefore, represent all the potential African parents available, but only those likely to be included in a breeding programme aiming at the range of varieties with fibres between 1'1/16 and 1'3/32.

As early as 1979, GOEBEL *et al.* noted, for elongation, a drop in the genetic progress made after 20 years' use of HAR x Allen material. This tendency seems to have spread to the whole of the population studied. In fact, with the exception of two related varieties originating from Chad (IRCO 5028; ROUX, 1978) and Cameroon (IRMA 1243; CHANSELME *et al.*, 1988), most of the varieties produced by the French-speaking African network show moderate elongation (ROUX, 1977 ; LANÇON *et al.*, 1990). This observation also applies to yarn elongation and neppiness.

The population studied is relatively specific compared

to varietal groups of different origins (LANÇON, 1987; LANÇON *et al.*, 1990). It shows a certain morphological homogeneity that also tends to restrict variability in this respect (height of the first fruit-bearing branch, date of emission of the first flower or boll weight).

Certain signs of dwindling variability can also be seen in table 12, which summarizes and provides a graphic representation of the results obtained in the 6 diallels carried out in Côte d'Ivoire from 1972 to 1986.

A rapid comparison of two periods (using the same design and method) reveals a reduction in the effects of general combining ability, an increase in specific ability effects and a slight increase in the proportion of characteristics with nil genetic variability.

The limited use of exotic genotypes, 8 American varieties and 5 central African varieties, as against 36 directly obtained from the HAR programme or closely related (NGUYEN *et al.*, 1989) and high, sustained selection pressure explain this trend.

The move to improve these parameters therefore involves widening the genetic base described in this article. The fight against genetic erosion is also an ongoing concern for IRCT breeders (HAU, 1988 ; NGUYEN *et al.*, 1989 ; LANÇON *et al.*, 1990).

On the other hand, according to this study, the prospects for improvement remain encouraging for numerous technological characteristics, whether they have been worked on for some time (fibre percentage and strength, yarn strength) or not considered until more recently (standard fineness, maturity). Unpublished observations suggest that variability remains high for the number of vegetative branches, hairiness and lint index.

The right response to interactions: methodology or regionalization?

Numerous variables show a strong genotype x environment interaction.

For some - yield, micronaire index or fibre maturity - this is almost certainly a true interaction in the biological sense. Furthermore, each of these variables is the expression of several other simpler ones, and these interactions were to be expected. In this situation, breeders can master improvement by taking account of simple, more heritable variables defined in a regionalized ideotype.

For other variables such as flowering date, mean boll weight, seed weight and yarn strength and neppiness, methodological differences may be the root cause of these interactions and can lead to inverted classification (GSI) or to an artificial increase in certain residuals (PMC, DIF, NEP, RKM, GSI). For certain field variables (PMC, DIF), there are three potential sources of heterogeneity in residual variances: differences between the experimental designs,

differences in homogeneity of the sites used and errors in field measurements (counts) or weighing. The errors in measurements made in the laboratory can stem from the sampling method, which sometimes differs from one station to another; they can also be made during counts (GSI). Lastly, in the case of microspinning variables, bias due to the sampling method can be ruled out since the residual variances measured on fibre characteristics are normal. The high residuals can therefore be put down to the simplified method used for 3 of the 4 sites.

Generalizing the use of observation protocols, precisely defined and identical for all the participants, would almost certainly reduce the number of potential sources of heterogeneity. It should also facilitate the interpretation of interactions and the comparison of results between the different sites in the experimental network.

A document of this type is currently being drawn up within the CIRAD-CA cotton network. It will lay down and comment on the methods used for cotton analysis or observations, for breeders.

Benefits of the diallel structure

When there are additive genetic effects and inbreeding depression is identical for all the parents involved, the correlation between general combining ability and the intrinsic value of the parents is high. In this situation, combining ability barely increases the accuracy of the judgement on the genetic value of a genotype.

However, if certain genotypes are subject to greater inbreeding depression than the others, or if additive effects are weak, it becomes worthwhile judging the parents on their combining ability and no longer only on their intrinsic value.

Hence for the multi-site design as a whole, two thirds of the variables studied show a strong correlation (> 0.90) between the general combining ability and intrinsic value of the parents. For the other variables, the correlation is mediocre due to the existence of a marked interaction between additive genetic effects and the site (HTOT, PCG, RDT, PMC, CBV, MIM) or to a considerable parental heterosis effect (CBF, CPB, LID). Only in the latter situation does the diallel provide essential information for breeders.

The complete diallel design (Griffing I method) makes it possible to estimate the genetic and maternal components of variance accurately in the case of a random effect model. It will be useful for studies geared towards increased knowledge of the genetic determinism of production, for which there is a significant reserve of genetic variability. However, in most cases, notably when breeders are attempting to estimate the combining ability of a limited number of genotypes, this design can be simplified to provide a more precise estimate of GCA effects.

- By carrying out small-scale diallels between parents chosen according to their intrinsic value, rather than a large-scale diallel involving few parents. Hence a set of four 4x4 diallels represents the same number of combinations as a single 8x8 diallel, but uses twice as many parents.

- By suppressing one crossing direction (Griffing, IV method).

- By carrying out incomplete or partial diallels (KEMPTHORNE and CUMOW, 1961). However, this design has the drawback of being unable to withstand the slightest missing item of data.

- By using a top cross (MILLER and LEE, 1964) with a limited number of parents considered as agronomic references and with the advantage of being adapted to the environment, for example.

Benefits of the multi-site structure

There are three possibilities:

When $h^2_{N3} = h^2_{N2}$, the estimate of the genetic value of a parent at a given site is equivalent to that obtained for another site.

This is the case for a production variable (CBF), eight technological fibre variables (L25, L50, LUR, MHS, ST1, SE1, CRD and CPB), yarn strength and uniformity (RKM and UPC) and fibre percentage (RFR).

For all these variables, the genetic value of a parent obtained at one of the sites shows significant analogy with that obtained at another site. It is therefore possible to compare the general combining ability of several parents with a pool of testers, even if the crosses are not carried out and studied at a single site. Better still, taking account of the off-site performance of a parent provides information on its combining ability.

When $h^2_{N3} < h^2_{N2}$, the estimate obtained at a given site of the genetic value of a parent at the site in question is better than that obtained at another site.

All the variables that show an interaction between additive genetic effects and the site are concerned, i.e. a morphological variable (HTOT), flowering earliness (DIF), three productivity variables (PCG, RDT, CBV), fibre maturity (MFM) and lint index (LID).

When simple additive genetic effects are nevertheless significantly greater than interaction effects (high h^2_{N3}), it is also possible to compare the general combining ability values obtained at two different sites (HTOT, CBV, MFM).

In the opposite case, the genotypes cannot legitimately be classified according to their combining ability between different sites.

When $h^2_{N3} = 0$, there are no links between the genetic values estimated at two different sites. Any off-site judgements tend to falsify estimates of the combining ability of a parent.

This category covers the variables which, in our study, showed no additive genetic effects or an additive effect interacting with the site: mean boll weight, micronaire index, thin points and yarn elongation, seed weight and seed oil content.

Conclusion

This experiment, instigated by IRCT, is original in terms of the number of sites involved, the range of variables studied (little is known about the genetic determinism of some of them: standard fineness, maturity, colorimetry and spinning characteristics) and of the genetic model used.

It complements the American work published by the teams led by BAKER and VERHALEN (1975) (two years), MILLER and MARANI (1963) (two sites), or LEE *et al.* (1967) and GREEN and CULP (1990) (two years and two sites).

The main results of the experiment have already been presented and discussed. They prompt questions on the origin of the interactions observed between genetic effects and the environment. Could a more explanatory approach be used to determine the relative importance of the cropping factors that lie behind these interactions? The reply to this

question would help breeders to make the most of this share of genetic variance, which is generally unused, by defining the technical procedure best suited to their breeding targets.

The wealth of information provided clearly illustrates the benefits of regional scientific cooperation, particularly if expertise is scattered and isolated. It valorizes the gain to be expected from exploiting the synergies between complementary, supportive teams.

Lastly, it is important to put the conclusions of this experiment into perspective, given that in response to changes in the world cotton fibre market, new breeding programmes have led to the creation of varieties with fibres more than 1'1/8 long. The genetic variability worked on within the IRCT African network has therefore increased and this study could usefully be complemented by another experiment of the same type geared towards this new genetic material.

Acknowledgements

We would like to thank:

- K. Messou, from IDESSA (Côte d'Ivoire) for seed oil content quantification
- C. Cilas, a CIRAD-CP biometrician
- C. Foucher, computer expert at CIRAD.

Our thanks also go to the scientists who advised us on analyzing our results, without whose help this work could not have been completed:

- Dr. M. Lefort-Buson, Director of Research at the Institut National de la Recherche Agronomique
- Prof. A. Gallais, Director of CEBA, Moulon.

Estudio en varios sitios de un dialelo con cuatro genitores selectos procedentes de la red algodонера africana V. Efectos genéticos

J. Lançon, E. Gozé, G. Gawrysiak, B. Hau, B. Bachelier, J.-L. Chanselme,
D. Dessauw, C. Klassou, E. N'Guessan, T.B. Nguyen, E. Ousmane

Resumen

Un dialelo, que incluye 4 padres y sus 12 híbridos, se ha llevado a cabo simultáneamente en Camerún, Côte-d'Ivoire, Chad y Togo, en cuatro estaciones de investigación que forman parte de la red algodонера del CIRAD-CA (ex-IRCT) en África. Se estima que los padres son representativos de una población de genitores de élite de esta red perteneciente a la gama de variedades de fibra de longitud media. Por consiguiente, el análisis de variancia de las aptitudes a la combinación se realiza según el método III de Griffing, el cual sigue un modelo de efectos aleatorios que permite a su vez calcular las variancias de los efectos genéticos simples o en interacción con el medio. Se estudian 28 características: 7 referentes a la agronomía, 10 a la fibra, 7 al hilo y 4 a la semilla.

El análisis de las aptitudes a la combinación muestra que, en general, la variabilidad de las características estudiadas es significativa. Además, los efectos genéticos simples, en particular la aptitud general a la combinación (AGC), son predominantes, salvo para el rendimiento y sus componentes. La aptitud específica a la combinación es equivalente a la AGC en lo referente a la longitud de la fibra y el peso de la semilla. Los efectos maternos pueden ser considerados despreciables.

Las correlaciones entre valor propio y aptitud general en crecimiento son muy a menudo elevadas para las variables que

describen la calidad. En cambio, son más reducidas para las variables más complejas, como el rendimiento. La heredabilidad del tamaño, la precocidad de floración y el número de cápsulas llevadas por las ramas vegetativas es bastante elevada. Lo mismo sucede con la mayoría de características de la fibra (uniformidad, fineza, madurez y tenacidad), la resistencia del hilo, el porcentaje de fibra y el peso de la semilla.

La estimación de las variancias genéticas justifica, en numerosos casos (precocidad de floración, producción de ramas fructíferas, longitud, tenacidad, estiramiento, colometría y fineza de la fibra), la evaluación del comportamiento de un genotipo parental en una sola localidad y la extensión de las conclusiones a otras localidades. Este procedimiento no puede ser aplicado en el caso del peso capsular, del peso de la semilla y del contenido de aceite.

Por último, este artículo muestra el interés del modelo de análisis dialelo y, para cada una de las variables tomadas en cuenta, trata de llegar a una conclusión acerca de la variabilidad genética de la población estudiada y la manera de tratar los efectos de interacción genotipo x medio. El seleccionador podrá apreciar el interés del dispositivo dialelo y el aporte del dispositivo multilocal.

PALABRAS CLAVE: *Gossypium hirsutum*, efectos genéticos, interacciones genotipos x medio, heredabilidad, aptitud a la combinación, efecto maternal, modelo aleatorio, Camerún, Côte-d'Ivoire, Chad, Togo.